MBL/WHOI
0 0301 0019010 4

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE
PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DU Dr TOULOUSE

BIBLIOTHÈQUE
DE BIOLOGIE GÉNÉRALE

DIRECTEUR
M. CAULLERY

L'Œuf
et les
Facteurs de l'Ontogénèse

PAR
A. BRACHET

GASTON DOIN ET Cie, ÉDITEURS A PARIS

G. DOIN et Cie
EDITEURS
18 FR.

Octave DOIN et FILS, éditeurs, 8, place de l'Odéon, Paris

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

Publiée sous la direction du Dr TOULOUSE

BIBLIOTHÈQUE

DE BIOLOGIE GÉNÉRALE

Directeur : **Maurice CAULLERY**

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

Le développement et le progrès des Sciences ont, tout à la fois, pour condition et pour résultat, leur fractionnement de plus en plus grand en spécialités qui, dans la pratique, deviennent, non seulement indépendantes, mais même étrangères les unes aux autres. C'est là une fâcheuse nécessité. Elle dérive de ce que la méthode scientifique est analytique par essence. Mais l'analyse faite, il faut en rapprocher les résultats : plus la spécialisation est poussée loin, plus ce besoin est impérieux et en même temps plus il est difficile de le satisfaire.

Les sciences biologiques, par la complexité même de leur objet, ont subi au plus haut degré cet émiettement inéluctable et, plus que toutes les autres, elles exigent cette synthèse : car l'organisme est un et les divers points de vue auxquels on le considère, dans les divers compartiments de la Biologie, n'ont de valeur véritable que confrontés les uns aux autres et agencés, en quelque sorte, pour reconstituer la Vie, dans la mesure où cela est possible. La liste des Bibliothèques composant l'*Encyclopédie*, illustre suffisamment la multiplicité

des sciences partielles auxquelles donnent lieu les Êtres vivants ; la bibliothèque de *Biologie générale* doit être le lien entre toutes ; elle a la lourde charge d'en représenter la synthèse.

Par là même, elle est plus malaisée à concevoir et surtout à exécuter. Il est assez facile d'inventorier et de découper le domaine d'une science spéciale ; on trouve, sans trop de peine, des spécialistes qualifiés pour fournir une mise au point de chacun des fragments ainsi délimités. Il n'en va pas de même pour la Biologie générale. Pour en traiter les problèmes d'une façon satisfaisante, il faut unir une connaissance précise et critique des faits et des techniques diverses à la vue d'ensemble qui permet de dominer ces faits et d'en xtraire la signification générale.

On s'efforcera d'atteindre ce but dans les livres de la présente série. La liste et les titres, qui figurent ci-dessous, n'en sont pas donnés *ne varietur*. Ils expriment simplement le plan conçu.

La Biologie générale étant comprise comme la synthèse des disciplines particulières : zoologie, botanique, paléontologie, physiologie, chimie et physique biologique, etc., elle doit envisager les manifestations et le fonctionnement des organismes d'une façon globale.

Il faut donc extraire tout d'abord de ces sciences particulières les caractères généraux des phénomènes vitaux et préciser leurs rapports avec ceux qu'offre la matière inanimée. Ce sera l'objet d'un volume d'introduction.

Ayant ainsi dégagé ce qu'on peut, à l'heure actuelle, considérer comme le propre de la Vie et ajusté à nos connaissances modernes le vieux problème du mécanisme et du vitalisme, nous envisagerons le fonctionnement vital dans son substratum, l'Organisme. Mais cet examen peut et doit se faire à une série d'échelles différentes, si l'on peut dire.

Il y a une *vie élémentaire*, dont la Biologie du XIXe siècle a

mis en évidence l'absolue généralité, c'est la *vie cellulaire*; pour beaucoup d'organismes inférieurs, c'est même toute la vie; la cellule est l'unité fondamentale en matière d'organismes. Sa connaissance est la base sur laquelle doit être construite la Biologie générale.

Une seconde étape est l'étude de l'*individu considéré comme édifice pluricellulaire*. Une série de volumes, formant la seconde partie de la Bibliothèque, seront consacrés aux lois générales de la réalisation, de la reproduction et du fonctionnement synergique de ces édifices. Il s'en dégagera la notion si complexe et parfois si fugitive de l'individualité, qui sera étudiée et discutée spécialement.

La vie de l'organisme ne se conçoit que dans le milieu, et même les frontières de l'organisme et du milieu sont beaucoup plus malaisées à tracer qu'on ne l'imagine communément. La troisième partie de la Bibliothèque sera faite de volumes où ces rapports généraux seront étudiés. Certains se rattachent plus intimement à la Physiologie; mais en ce cas, ou bien ils envisagent des fonctions extrêmement générales, telles que l'irritabilité ou l'assimilation et alors ils rentrent dans l'étude générale des rapports de l'organisme et du milieu; ou bien ils traitent de fonctions (comme la luminosité, par exemple) qui, — tout en ayant une grande valeur biologique, pleinement reconnue par les physiologistes et se rattachant intimement aux conditions fondamentales du fonctionnement vital — échappent cependant à peu près complètement, en fait, au cadre de la physiologie classique. Celle-ci est, en effet, délimitée surtout, en réalité, par l'expérimentation sur les Vertébrés, où ces fonctions sont rudimentaires et font pratiquement défaut; si elles sont bien représentées, c'est en tous cas, sur des types qui ne font pas partie de ce qu'on pourrait appeler assez irrévérencieusement la faune des laboratoires physiologiques.

Dans cette partie de la Bibliothèque, on voudrait aussi

faire à l'Éthologie la part qui lui est due et qui n'est pas suffisamment reconnue.

La dernière partie de la série envisage les organismes à une échelle supérieure à l'individu, celle de la *lignée* ou de l'*espèce*. Est-il besoin de souligner que, depuis Darwin, ce point de vue, qui n'est autre que le problème de l'Évolution, domine toute la Biologie générale. Pour le traiter autrement que d'une manière philosophique et spéculative, il faut considérer les rapports de l'organisme et du milieu dans la succession des générations ; c'est-à-dire étudier, par les méthodes positives : l'Hérédité ; la Variation sous ses diverses formes ; la combinaison des lignées hétérogènes c'est-à-dire l'Hybridation ; le problème de l'établissement de la conformité de l'organisme aux conditions du milieu c'est-à-dire l'Adaptation ; les transformations successives des lignées, c'est-à-dire la Phylogénie ; enfin envisager les mécanismes par lesquels nous pouvons nous représenter ces transformations, c'est-à-dire les théories évolutionnistes. Là, plus qu'ailleurs, il serait fructueux de réaliser des livres courts, clairs, suffisamment documentés et d'une critique judicieuse.

Il est dans la nature des choses que la section de Biologie générale chevauche parfois sur les bibliothèques spéciales. Dans son intégralité, elle est une mise en œuvre des matériaux de celles-ci, mais à un point de vue différent et qui évitera tout double emploi véritable. Elle est, d'autre part, nécessairement dégagée du caractère strictement technique et souvent pratique, qui convient à beaucoup de volumes de ces bibliothèques particulières.

Elle ne vise cependant pas moins à l'utilité. Nous espérons qu'elle rencontrera un accueil favorable auprès de catégories très variées de lecteurs : biologistes, médecins, philosophes, esprits simplement cultivés, et aussi spécialistes divers.

La spécialisation enlève le plus communément le loisir de coordonner les notions partielles et cependant il y a là une

nécessité essentielle pour la culture de l'esprit et même pour la conduite judicieuse des travaux particuliers.

La Bibliothèque de Biologie générale s'efforcera de répondre à ce besoin et, sans demander aux auteurs d'abdiquer leur personnalité, elle tâchera de conserver, dans son ensemble, une unité correspondant à celle de son objet : la Vie.

Les volumes sont publiés dans le format in-18 jésus cartonné ; ils forment chacun 400 pages environ, avec ou sans figures dans le texte. Le prix marqué de chacun d'eux, quel que soit le nombre de pages, est fixé à 5 francs. Chaque ouvrage se vend séparément.

Voir, à la fin du volume, la notice sur l'ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE, pour les conditions générales de publication.

TABLE DES VOLUMES
ET LISTE DES COLLABORATEURS

*Les volumes publiés sont indiqués par un **

Introduction.

1. Les Phénomènes vitaux.

I. — La Vie élémentaire.

2-3. La Cellule (Morphologie et Physiologie), 2 vol., par M. Henneguy, Membre de l'Institut, Professeur au Collège de France.

II. — L'Individu.

*4. L'Œuf et les facteurs de l'Ontogénèse, par M. A. Brachet, Professeur à l'Université de Bruxelles.

*5. La Tératogénèse, par M. Et. Rabaud, Maître de conférences à la Faculté des Sciences de Paris.

6. Les Formes larvaires et les Métamorphoses, par M. Ch. Pérez, Professeur-adjoint à la Faculté des Sciences de Paris.

7. La Reproduction asexuée.

8. La Régénération et la Greffe, par M. Ed. Bordage, Chef des travaux pratiques à l'Ecole des Hautes-Etudes.

9. La Sexualité et la Parthénogénèse.

31041

10. Les Corrélations organiques et l'Individualité, par M. E. Guyénot, Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.

III. — L'Organisme et le Milieu.

11. L'Irritabilité et les Tropismes.

12. Les mutations matérielles dans les êtres vivants aliment et milieux nutritifs).

13. Les mutations énergiques dans les êtres vivants (luminosité, chaleur, électricité, etc.)

14. La Biologie des Pigments, par M. J. Cotte, Professeur à l'École de médecine de Marseille

15. Éthologie et organisation.

16. Commensalisme. Symbiose. Parasitisme.

17. Les Milieux biologiques marins, par M. P. Marais de Beauchamp, Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.

18. La Biologie des eaux douces.

19. Les principaux faciès biologiques terrestres.

20. La Concurrence vitale.

IV. — L'Espèce et l'Évolution.

21. L'Hérédité.

22. La Variation.

23. L'Hybridation.

24. L'Espèce.

25. L'Adaptation.

26. La Phylogénie.

27. Les Théories évolutionnistes.

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION

du Dr TOULOUSE, Directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études.

Secrétaire général : H. PIÉRON.

BIBLIOTHÈQUE DE BIOLOGIE GÉNÉRALE

Directeur : Maurice CAULLERY

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.

L'ŒUF

ET LES

FACTEURS DE L'ONTOGÉNÈSE

L'ŒUF

ET LES

FACTEURS DE L'ONTOGÉNÈSE

PAR

A. BRACHET

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE BRUXELLES
CHARGÉ, EN 1915, DES CONFÉRENCES MICHONIS AU COLLÈGE DE FRANCE

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY

Avec 57 figures dans le texte

PARIS
OCTAVE DOIN ET FILS, ÉDITEURS
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1917

Tous droits réservés

AVANT-PROPOS

—

Ce livre renferme la matière d'une série de conférences que j'ai faites en avril-mai 1915, au Collège de France. Je n'ai rien ajouté d'important à ce que j'avais dit alors ; je me suis borné à compléter certains chapitres par quelques notions préliminaires d'ordre explicatif qui en rendront la compréhension plus aisée.

Dans les conférences que le Collège de France me fit l'honneur de me confier, mon but principal fut de montrer comment, par un enchaînement logique des faits descriptifs et expérimentaux connus, on peut préciser les problèmes que posent devant la Science, l'œuf fécondé et le déroulement de ses potentialités, comment de recherches en recherches les données essentielles en ont été reculées, et dans quelle limite, en faisant volontairement abstraction de toute grande théorie ancienne ou nouvelle, on peut entrevoir la solution qui en sera donnée un jour.

Depuis près de quinze ans, ces questions ont absorbé la plus grande part de mon activité ; j'en ai donc suivi pas à pas le développement et j'ai apporté, dans la mesure de mes moyens, ma contribution à leur analyse. L'exposé que je vais en faire se ressentira inévitablement du point de vue qui m'a toujours guidé dans mes recherches ;

peut-être même le lecteur trouvera-t-il qu'il occupe dans ce livre une place excessive ; mais puisque des biologistes qui le connaissent et à l'opinion desquels j'attache le plus grand poids, m'ont engagé à livrer au public mes conférences telles que je les ai faites, j'ai suivi leur conseil.

Paris, octobre 1915.

L'ŒUF

ET LES FACTEURS DE L'ONTOGÉNÈSE

INTRODUCTION

—

Au moment d'aborder notre sujet, il y aurait quelque intérêt, pensons-nous, à mettre le lecteur au courant des tendances générales de ce livre et des points de vue sous lesquels ont été envisagées les questions dont il traite.

C'est tout un chapitre de l'Embryologie que nous exposons ici, et il convient, par conséquent, d'indiquer brièvement ce qu'est cette discipline, la place qu'elle occupe dans les sciences biologiques, la façon dont, à l'heure présente, elle examine les problèmes qu'elle doit résoudre et les méthodes qu'elle met en œuvre pour arriver à ses fins.

Son but essentiel étant de connaître l'origine actuelle des êtres vivants, l'Embryologie détermine comment, et aux dépens de quoi, le corps d'un organisme adulte s'édifie dans sa forme, dans sa composition et dans ses structures fonctionnelles. Elle a donc à résoudre l'une des

énigmes les plus troublantes de la Biologie générale, car le pouvoir de constituer un animal aux dépens d'un germe presque amorphe en apparence est peut-être, de toutes les propriétés de la matière vivante, la plus complexe et la plus mystérieuse.

Pourtant, pendant de longues années, cet objet propre de l'Embryologie n'a que fort peu, ou fort mal, sollicité l'attention des chercheurs.

Jusqu'il y a vingt-cinq ans environ — et pour beaucoup de savants il en est encore ainsi aujourd'hui — l'étude du développement embryonnaire n'était qu'une méthode, un instrument de travail. On la faisait moins pour elle-même qu'en vue d'expliquer des problèmes posés en dehors d'elle ; elle était, en un mot, une technique à l'usage d'autres sciences.

Les morphologistes voyaient et voient encore, dans l'Embryologie, un précieux moyen d'analyse anatomique. En suivant pas à pas le développement embryonnaire d'un organe complexe, on arrive aisément à le dissocier en ses composants élémentaires et à assigner à chacun d'eux la part respective qui lui revient dans la composition du tout ; cette analyse terminée, il devient possible de comparer rationnellement cet organe avec d'autres, soit semblables, soit différents à première vue, existant dans d'autres espèces animales, dans d'autres genres et même dans d'autres groupes. C'est ainsi que l'Anatomie comparée a pu établir, sur des bases stables, les notions si fécondes de l'Homologie et de l'Analogie, de l'Adaptation fonctionnelle, etc...

On retrouve une tendance analogue dans les travaux extrêmement nombreux et souvent fort pénétrants dont ont fait l'objet, depuis plus de quarante ans, l'œuf et l'oogénèse, le spermatozoïde et la spermatogénèse, la fécondation, etc...

Le but principal de ces recherches était de fixer la place qu'occupent, dans les cadres de la théorie cellulaire, l'œuf ou le spermatozoïde aux divers stades de leur formation, et le germe qui résulte de leur union. C'est par eux que la Cytologie s'est enrichie d'acquisitions importantes et instructives, alors que l'Embryologie proprement dite voyait surtout se multiplier, et souvent se préciser, les questions dont elle cherchait la solution.

Cette description des formes et des aspects, et leur interprétation morphologique sont, à ce point de vue, des plus utiles. Grâce aux techniques modernes, on a pu saisir avec une merveilleuse netteté, une infinité de détails, de changements anatomiques ou structuraux, qui se rattachent les uns aux autres en une chaîne continue, et affectent véritablement les caractères d'une évolution.

Toutefois, il est manifeste que par là l'objet propre de l'Embryologie n'est encore qu'effleuré : qu'est-il, en effet, sinon la recherche des causes immédiates du développement et des aspects sous lesquels il se manifeste? Or, pendant longtemps, les morphologistes purs ont malheureusement cru tout expliquer en invoquant de simples raisons historiques. Le transformisme s'étant imposé à tout le monde comme un fait scientifique, l'évolution des produits sexuels et tout le développement em-

bryonnaire étaient déterminés, selon eux, par le jeu des propriétés d'un patrimoine héréditaire lentement acquis au cours de la lignée généalogique de chaque espèce ; mais ce qui est plus grave, c'est que restreignant l'ampleur du problème, ils ont prétendu le résoudre en faisant de l'Hérédité l'apanage de molécules ou de granulations particulières, de substances spécifiques contenues dans l'œuf et dans les cellules en général. L'Hérédité aurait ainsi ses organules dont elle serait la fonction, comme la bile est sécrétée par le foie.

Depuis une trentaine d'années, un certain nombre d'embryologistes — ils sont encore minorité — ont voulu réagir contre cette tendance qui menaçait d'engager la Science dans la voie des spéculations brillantes, mais stériles et sans issue. On ne peut se contenter de « causes historiques » que pour expliquer le passé ; le développement d'un organisme aux dépens d'un œuf est avant tout un phénomène actuel, qui se passe et se répète constamment sous nos yeux, dont les causes vraies, actuelles elles aussi, sont passibles des méthodes qu'emploient les sciences exactes.

Tous les aspects, tous les changements décrits par les cytologistes et les morphologistes, tous les mécanismes que met en œuvre une ontogénèse pendant qu'elle se déroule, ont leurs sources dans la composition physique et chimique du germe tout entier et dans l'action qu'exerce sur lui le milieu où il vit. Cet ensemble, c'est la manifestation tangible de lois fixes qui régissent la matière *vivante* en évolution ; les cadavres des ancêtres, quelque

minutie qu'on apporte à les décrire, n'en dévoileront jamais le secret : ils prouvent que ces lois n'ont pas toujours été immuablement les mêmes, mais c'est tout.

De ces réflexions naquit l'*Embryologie causale* moderne. En raison du but qu'elle se propose et par opposition à la morphologie phylogénétique qui reste en dehors de ses préoccupations, on l'appelle généralement, en Allemagne surtout, la Mécanique du développement (Entwicklungsmechanik, Roux) et parfois aussi, la Physiologie du développement (Driesch). La dénomination que nous avons adoptée nous paraît préférable parce qu'elle est plus large.

Sa méthode de choix est l'expérimentation, mais comme dans bien des cas l'expérience est instituée en vue de l'analyse et de l'interprétation d'aspects qui ne sont visibles qu'au microscope, on doit fort souvent la compléter d'un examen cytologique conforme aux règles de la meilleure technique. La description et la comparaison jouent donc, en Embryologie causale, un rôle beaucoup plus important qu'en Physiologie : elles permettent, d'une part, de formuler dans des termes appropriés les questions que l'intervention expérimentale aura à résoudre, et, d'autre part, d'en contrôler les résultats ; mais il est évident que la description ne sera de quelque profit dans la recherche de la causalité que si elle est analytique et non purement anatomique : il faut que l'observateur s'attache non pas à fixer un *stade* ou une série de stades, mais bien à tracer une évolution complète, en dirigeant surtout son attention sur les processus grâce auxquels un

stade dérive de celui qui l'a précédé et se continue dans celui qui lui succédera.

Dans les divers chapitres de ce livre, une très large place sera réservée aux notions que l'embryologie causale a permis d'acquérir. Dans la mesure où le permet l'état actuel de la science, nous avons en toute occasion cherché à définir la cause directe des phénomènes observés et à l'exprimer en une formule simple.

On y trouvera donc plus d'analyse que de synthèse, beaucoup de faits et fort peu de théories, des aveux d'ignorance mais pas de schémas destinés à les dissimuler, parfois des hypothèses mais toujours compatibles avec une vérification expérimentale.

Ainsi présentée, notre œuvre manquera de ce charme et de ce relief qu'ont toujours les grandes vues spéculatives habilement exposées ; elle ne vaudra que par sa sincérité et par l'intérêt intrinsèque du sujet lui-même ; et si fréquemment le lecteur sent fuir l'explication définitive et dernière d'une question traitée, au moins croyons-nous qu'il fermera ce livre avec la conviction fermement assurée que la Science est dans la bonne voie et que le mystère se dissipe peu à peu.

CHAPITRE PREMIER

LES CELLULES SEXUELLES ET LA CONTINUITÉ DE LA VIE

Sommaire. — Ce que doit renfermer le germe de tout être vivant. — La reproduction agame et la reproduction sexuée. — Formes principales de la reproduction agame : division, bourgeonnement et sporulation végétative. — Définition du problème fondamental de la génération agame. — Notion des corrélations fonctionnelles. — Son importance dans une tentative d'explication des deux modes de reproduction. — L'isolement physiologique ou expérimental des parties de l'organisme. — Analogies et différences entre la reproduction sexuée et la reproduction agame. — La fécondation comme facteur essentiel de la persistance de la vie sur le globe.

Dans les conditions normales, tout organisme vivant disparaît après avoir donné naissance à un ou plusieurs descendants dont l'organisation est identique à la sienne, ou n'en diffère que par de minimes détails. Ainsi formulé, le fait peut paraître banal, et cependant il exprime intégralement le grand principe de la continuité de la vie sur le globe. En effet, jamais la génération spontanée n'a été observée dans la nature actuelle et, dès lors, tous les individus [1] présentement vivants ne sont que le dernier terme d'une longue lignée, dont l'origine remonte à l'apparition même de la vie et qui se prolongera dans l'avenir tant que le permettront les conditions extérieures. Mais l'idée de continuité étant inséparable pour la science

[1] Le mot individu est pris ici dans son sens usuel.

moderne de celle d'évolution, on peut dire que depuis les origines jusqu'à nos jours, les individus successifs d'une lignée donnée, au lieu de revêtir toujours exactement les mêmes formes et la même image, se sont progressivement transformés. Au cours des temps, ils ont ainsi acquis des propriétés et des caractères nouveaux, lesquels seront d'autant plus nombreux et plus complexes que l'évolution aura eu plus de prise sur la lignée et, par conséquent, l'aura poussée plus loin.

L'évolution en elle-même, pas plus que les mécanismes qu'elle met en œuvre, ne rentre dans le cadre de notre sujet ; il nous suffit de constater qu'elle s'est produite, qu'elle a la valeur d'un fait scientifiquement établi, dont toutes les conséquences s'étalent sous nos yeux dans la nature actuelle et s'offrent à notre analyse. Pour le moment, une seule d'entre elles retiendra notre attention : quand, aujourd'hui, un organisme se reproduit, il doit transmettre à ses descendants, pour que ceux-ci soient identiques à lui-même, non pas seulement les propriétés initiales de la lignée à laquelle il appartient, mais encore et surtout celles qui ont été acquises au cours des temps et qui se sont conservées. Il faut, pour mieux préciser, que le germe d'où le descendant naîtra possède tout ce qui contribuera à réaliser son développement complet dans les conditions de milieu actuelles. Il s'ensuit que ce germe, si simple soit-il, n'est nullement semblable à celui qui fut à la souche de la lignée ancestrale de l'individu qui l'a formé ; certes, il pourra présenter avec lui une certaine analogie extérieure, mais il possède, en outre, à l'état réel ou à l'état potentiel, tout un dynamisme nouveau, lequel n'est autre que ce qu'on appelle communément le patrimoine héréditaire.

Lorsque au cours de ce chapitre et des suivants nous étudierons les propriétés ontogénétiques ou les potentialités de l'œuf, du bourgeon, de la gemmule, etc., nous ferons, en réalité, l'analyse de l'origine et des sources de l'Hérédité. Si ce mot à signification vague et obscure ne vient que rarement sous notre plume, la notion qu'il exprime n'en fera pas moins la substance de tout notre exposé.

*
* *

Lorsqu'on jette un coup d'œil d'ensemble sur l'allure qu'affecte la reproduction dans le règne animal — et les faits sont essentiellement les mêmes dans le règne végétal — on est d'abord quelque peu dérouté par la multiplicité apparente des aspects qu'elle revêt. Bientôt pourtant on distingue, comme l'ont fait depuis longtemps les biologistes, deux modalités suivant lesquelles les organismes donnent naissance à des descendants : ce sont la reproduction asexuée, ou agame, ou encore végétative d'une part, la reproduction sexuée d'autre part.

Le caractère par lequel elles diffèrent suffit à les définir ; la première se fait aux dépens d'un individu quelconque, qui, à lui seul et par ses propres forces, engendre d'autres individus ; dans la seconde, intervient un facteur nouveau et fort énigmatique, la disjonction sexuelle : pour constituer un germe capable d'entrer en développement, il faut le concours de mâles et de femelles, produisant respectivement des germes spécifiques appelés *gamètes* ; un gamète mâle s'unit à un gamète femelle et la *fécondation* ainsi réalisée met en marche les mécanismes de l'ontogénèse.

Entre ces deux grands modes de reproduction, il ne semble pas qu'il y ait d'intermédiaires, du moins au point de vue morphologique ; la parthénogénèse naturelle, c'est-à-dire le développement d'un gamète femelle sans fécondation par un mâle n'est, en effet, qu'une dégradation, ou si l'on préfère, un perfectionnement de la reproduction sexuée dont elle dérive en tout cas. Nous montrerons toutefois, au cours de notre exposé, qu'au point de vue physiologique la parthénogénèse, envisagée sous un certain angle, offre avec la reproduction asexuée des points de comparaison intéressants.

A la différence fondamentale qui existe entre les reproductions sexuée et asexuée s'en ajoutent d'autres, moins importantes, mais qui permettent cependant d'apprécier la part qui revient à chacune d'elles dans la persistance actuelle et la continuité dans l'avenir de tous les êtres vivants.

La reproduction asexuée, on le verra par la suite de ce chapitre, affecte une grande variété de formes, d'aspects, et aussi de degrés [1] ; on ne l'observe dans la nature, que chez des animaux relativement peu élevés en organisation ; partout ailleurs, elle est rudimentaire ou complètement absente. Souvent, elle revêt l'allure d'une propagation plutôt que d'une véritable reproduction, c'est-à-dire qu'elle aboutit à la formation de colonies ou d'associations d'individus issus d'une même souche. Au contraire, la reproduction sexuée existe dans le règne ani-

[1] Les diverses modalités de la reproduction asexuée sont décrites en détail dans le livre de Korschelt et Heider (Allgem. Teil) où les groupes animaux sont successivement passés en revue. On les trouvera aussi clairement résumées dans Godlewski (1913).

mal tout entier (il en est de même dans le règne végétal) et les processus par lesquels elle s'y réalise sont d'une étonnante uniformité ; on les retrouve même avec une pureté plus ou moins grande chez les organismes unicellulaires (Protistes). Ces caractères suffisent, à eux seuls, à imposer à l'esprit cette conclusion, que la reproduction sexuée est un phénomène biologique essentiel, et que sans lui la plupart des animaux disparaîtraient de la surface du globe.

Il résulte encore de ce que nous venons de dire, que la reproduction asexuée coexiste toujours chez un même animal avec la reproduction sexuée et elle peut même s'y présenter sous plusieurs de ses formes. Elle nous apparaît, dans ces conditions, comme une sorte de phase épisodique dans la vie de l'individu, provoquée par des circonstances éthologiques spéciales qu'il y aura lieu de rechercher dans chaque cas particulier.

La brève comparaison que nous venons d'esquisser, n'a fait ressortir que les différences les plus marquantes entre les reproductions sexuée et asexuée. Provisoirement, elle nous suffira cependant, car le but que nous nous proposons dans ce livre, n'est pas de faire connaître dans le détail la diversité des procédés que la nature met en œuvre pour assurer la continuité de la vie, ni la multiplicité des aspects extérieurs qui en dérivent. Ce qui nous intéresse surtout c'est le problème biologique fondamental que pose la génération des organismes, le problème des causes initiales et des facteurs immédiats qui provoquent d'abord et permettent ensuite la formation d'un individu nouveau. Nous devons rechercher si les données sur lesquelles il s'appuie sont dissemblables dans la reproduction sexuée et dans l'asexuée, ou si elles sont seulement plus complexes

et plus nombreuses dans la première que dans la seconde. On verra par la suite que c'est à cette dernière éventualité qu'on doit se rallier. Dès lors les deux modes de reproduction dérivent d'une propriété primordiale commune ; l'analyse complète et méthodique des processus de la reproduction sexuée abordant la question dans toute son ampleur, la reproduction agame ne figurera à côté d'elle que comme un simple corollaire.

Pour montrer la justesse de cette interprétation, nous résumerons dans une esquisse forcément sommaire, les processus qu'offre à l'observation la génération asexuée et nous tâcherons ensuite d'en préciser la signification en établissant que, nonobstant la diversité de leurs aspects, ils ont une origine commune.

*
* *

Dans le règne animal (et nous y rangeons les Protozoaires), la reproduction asexuée se manifeste sous trois formes principales qui sont : la division, le bourgeonnement et la sporulation végétative ; nous classons sous cette dernière rubrique les cas spéciaux décrits sous les noms de gemmulation, production de statoblastes, de réducties, de sorites, etc... L'examen de ces diverses formes montrera que le « travail à fournir » par le générateur n'est pas le même dans toutes, et qu'il existe par conséquent entre elles des différences d'ordre quantitatif.

La reproduction par division est, en apparence, très simple. Elle est surtout caractéristique des Protozoaires, mais on la constate chez les Métazoaires simples ou relativement peu élevés dans la série (Coelentérés, Annélides, etc.) Sous son aspect le plus typique, on voit l'or-

ganisme s'étrangler d'abord suivant un plan passant approximativement par le milieu de son axe transversal ou

Fig. 1. — A et B, deux stades successifs de la division transversale d'un *Stentor*. (D'après Johnson ; tiré de Godlewski, 1913.)

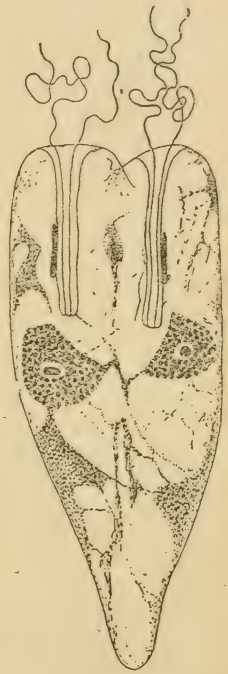

Fig. 2. — Division longitudinale d'un Flagellate. (D'après Steuer ; tiré de Korschelt et Heider.

de son axe longitudinal, puis finalement se couper en deux. La figure 1 représente un *Stentor* qui se divise transversalement, la figure 2 un Flagellate qui se coupe longi-

tudinalement. Les Protozoaires étant unicellulaires, la division du corps y est toujours précédée de celle du noyau qui, par des processus compliqués et que nous ne pouvons décrire ici, se répartit également entre les deux individus néoformés.

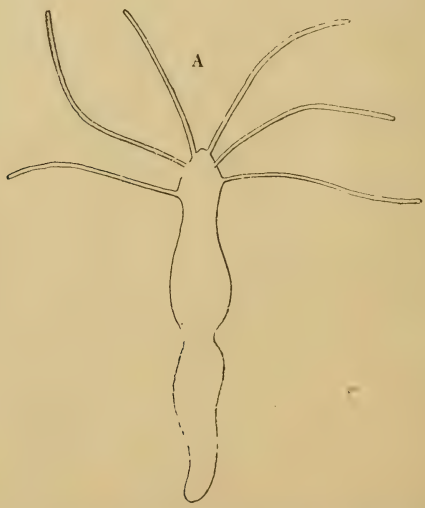

Fig. 3. — A, premier stade de la division transversale de l'hydre d'eau douce.
(D'après Kœlitz ; tiré de Korschelt et Heider.)

Ces exemples, choisis parmi les organismes les plus simples, attestent que la reproduction par division comporte deux actes exigeant chacun une explication particulière. Le premier est la division en elle-même ; le second, souvent consécutif à celle-ci (*architomie*), mais pouvant cependant s'ébaucher avant qu'elle ne soit devenue effec-

tive (*paratomie*) consiste en ce que chacune des deux moitiés se complète, c'est-à-dire édifie ce qui lui manque pour former un individu entier. C'est ainsi que la moitié orale du *Stentor* (fig. 1) divisé en deux doit régénérer une

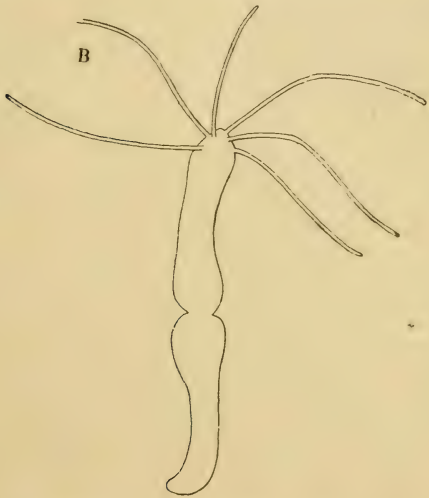

Fig. 3 *bis*. — B, deuxième stade de la division transversale de l'hydre d'eau douce.
(D'après Kœlitz ; tiré de Korschelt et Heider.)

extrémité aborale, et vice versa. Il y a, par conséquent, un « développement », c'est-à-dire qu'une partie du corps manifeste des propriétés évolutives qui passeraient complètement inaperçues sans l'intervention du facteur qui provoque la division de l'organisme. Ce développement n'est que partiel dans les cas qui nous occupent, mais il

n'en soulève pas moins, dans son intégralité, le problème des causes de la différenciation ontogénétique.

Ce que la nature produit régulièrement chez les Protozoaires, l'expérience peut le réaliser. La mérotomie que nous connaissons bien, grâce surtout aux belles recherches

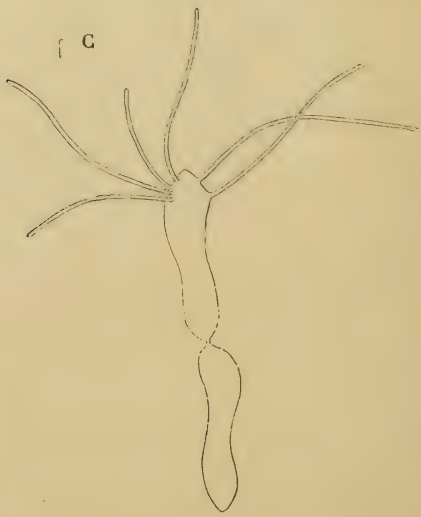

Fig. 3 *ter*. — C, troisième stade de la division transversale de l'hydre d'eau douce.
(D'après Kœlitz ; tiré de Korschelt et Heider.)

de Balbiani, n'est autre chose qu'une division mécanique et brutale qui aboutit aux mêmes résultats que la division naturelle, mais seulement pour le fragment nucléé. L'autre, non nucléé, meurt parce qu'il est dépourvu de matériel nucléaire, et n'a par conséquent pas la valeur

d'une cellule : le fait biologique qu'une cellule privée de son noyau est inapte à tous les phénomènes essentiels de la vie, ne soulève, en effet, plus de contestation.

La reproduction par division, qui joue un rôle capital

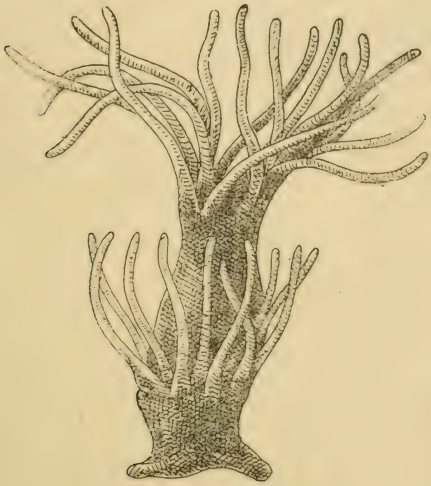

Fig. 4. — Gonactinie en division transversale.
(D'après Blochmann et Hilger ; tiré de Korschelt et Heider.)

chez les Protozoaires, se retrouve aussi, et avec des caractères essentiellement analogues, chez de nombreux Métazoaires : Spongiaires, Cnidaires, Anthozoaires, Turbellariés, une foule d'Annélides. Bien que certains d'entre eux, notamment les derniers cités, aient une organisation anatomique relativement compliquée, ils peuvent se multiplier, tout comme un Flagellate, en se coupant transversalement ou, plus rarement, longitudinalement (fig. 3 à 7).

Il arrive même souvent, ainsi que le montre la figure 6 chez *Auretia aurita*, que l'organisme au lieu de se diviser simplement en deux, se segmente en plusieurs morceaux superposés destinés à se séparer et à se compléter dans la suite pour former autant d'individus nouveaux. On a donné à ce processus le nom de *strobilisation*. Très sou-

Fig. 5. — *Paranemonia* en division longitudinale.
(D'après Carlgren ; tiré de Korschelt et Heider.)

Fig. 6. — Strobilisation chez *Aurelia aurita*.
(D'après Korschelt et Heider.)

vent, la prolifération se fait par paratomie, c'est-à-dire qu'au moment où la limite entre deux strobiles ne s'indique encore que par un simple sillon, une couronne de tentacules s'ébauche déjà sur la lèvre inférieure de ce sillon. Les fragments sont donc en grande partie régénérés lorsqu'ils se séparent les uns des autres. La Gonactinie, dont la figure 4 reproduit les stades de la division, illustre ce fait avec une netteté suffisante.

Nous pourrions citer bien d'autres exemples encore : chez les Annélides, notamment, où on a décrit des pro-

cessus très curieux et très intéressants, chez les Turbellariés, et, parmi les Echinodermes, chez les Astéries, sans compter le vieux type classique de l'hydre d'eau douce (fig. 3). Mais cette diversité d'aspects est uniquement imputable à la forme, à la composition anatomique et aux conditions de vie des organismes et elle ne nous apprend rien de nouveau dans l'ordre d'idées qui nous guide et dont nous ne voulons pas nous écarter.

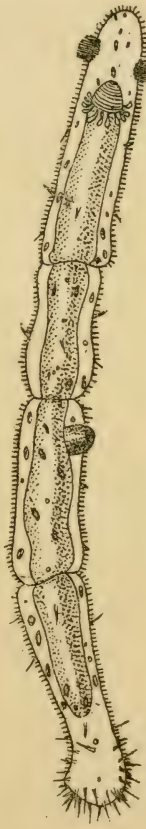

Fig 7. — Division transversale (strobilisation) chez *Stenostomum*. (D'après von Graff ; tiré de Korschelt et Heider.)

Nous avons vu plus haut que, normalement, dans la reproduction par division, chaque fragment ne fait que reconstituer la partie qui lui manque, et que les potentialités qu'il a à développer à cette fin sont strictement limitées. Si l'on s'en tenait à la seule étude des faits tels qu'ils se présentent dans la nature, on serait tenté de croire que le plan de division est déterminé d'avance par l'organisation même de l'animal, et que ce qui se trouve au-dessous de lui a exclusivement le pouvoir de former une extrémité aborale, tandis que ce qui se trouve au-dessus n'est capable d'édifier qu'une extrémité orale.

Mais l'expérience prouve qu'il n'en est pas ainsi. Envisageons, pour fixer les idées, un animal quelconque de

forme allongée, possédant des extrémités céphalique et caudale bien distinctes : un ver par exemple. Si l'on y recherche les propriétés d'une tranche mince prise dans la partie moyenne du corps, l'observation démontre que selon que le plan de section transversal de l'animal longe la face céphalique ou la face caudale de la tranche envisagée, les cellules constitutives de celle-ci, par leur prolifération, reconstitueront une extrémité céphalique ou une extrémité caudale. L'évolution de la tranche dans un sens ou dans l'autre, dépend donc de la nature du segment avec lequel l'intervention l'a laissée en continuité ; par elle-même elle est totipotente.

Cette constatation, déjà ancienne et maintes fois répétée, a pour nous une importance signalée, parce qu'elle nous conduit au fait suivant, dont nous aurons, plus loin, à faire l'analyse minutieuse : dans les conditions normales, telles que nous les offre la nature, les éléments constitutifs d'une région du corps ne développent généralement (on n'oserait dire jamais) qu'une partie des potentialités qu'ils possèdent ; en d'autres termes ils n'accomplissent qu'une fraction de ce qu'ils sont susceptibles de faire. A côté des potentialités effectivement réalisées, il en est de virtuelles, que l'expérimentation ou le hasard d'une anomalie peuvent seuls mettre en évidence.

Dans cet ordre d'idées, un dernier point reste à noter. Du fait que dans l'exemple choisi plus haut, une tranche prise dans la zone moyenne du corps possède en principe et sous réserve de la qualité de ses connexions, toutes les propriétés nécessaires à la formation d'un ver entier, il ne s'ensuit pas que toutes les autres tranches jouiront d'un pouvoir aussi complet. L'expérience, au moins dans certains cas, a prouvé le contraire : les parties toutes

proches de la tête et de la queue sont beaucoup plus spécialisées et ne régénèrent, quand on les isole, qu'une tête ou une queue.

Ces détails sur lesquels nous insistons dès maintenant, et qui sont connus de longue date, prouvent que si, dans un organisme donné, certains éléments ont conservé le pouvoir de subir, dans des conditions favorables, des différenciations variées et complexes, il en est d'autres qui à des degrés divers l'ont perdu d'une façon indélébile.

Maint autre fait pourrait encore illustrer cette ancienne notion qu'il nous était indispensable de souligner au seuil même de cet exposé ; nous aurons, en effet, l'occasion de l'utiliser et de la développer.

*
* *

Nous venons de voir que dans la reproduction par division le développement que chaque fragment doit effectuer n'est jamais que partiel. Il n'en est plus de même dans le *bourgeonn ment* où il y a vraiment néoformation d'un individu complet aux dépens de chaque bourgeon.

Ce mode de génération, très répandu chez les Protozoaires et chez les Métazoaires, se rencontre non seulement chez les espèces coloniales, mais aussi chez des formes qui restent individualisées pendant toute la durée de leur existence.

Brièvement résumé, voici en quoi il consiste : à un moment donné, et selon le cas en un point quelconque ou déterminé du corps, un groupe de cellules, ou peut-être parfois une seule cellule entrent en prolifération. Il se forme ainsi un petit bourgeon, qui bientôt s'accroît et

se différencie en un nouvel individu ; ce dernier, ou bien se détache pour vivre une vie indépendante, ou bien reste uni d'une façon quelconque à son progéniteur pour participer à la constitution d'une colonie.

Tel apparaît habituellement le processus du bourgeonnement ; mais tout comme la division, il présente dans

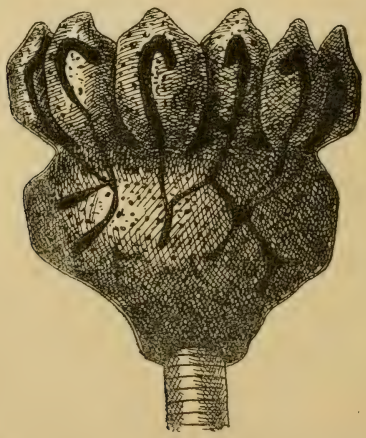

Fig. 8. — Bourgeonnement chez *Podophrya*.
(D'après R. Hertwig ; tiré de Korschelt et Heider.)

sa réalisation une grande variété d'aspects qui sont sous la dépendance du type d'organisation, de la forme et de la constitution des colonies, de l'éthologie des organismes où il s'accomplit. A titre d'exemples, nous avons reproduit dans les figures 8, 9 et 10, la formation et le développement de bourgeons dans trois types classiques : un Protozoaire, l'hydre d'eau douce, et l'Ascidie *Clavelina*.

Chez *Podophrya*, les bourgeons apparaissent comme de

petites protubérances de la surface du corps ; l'organisme étant unicellulaire, un prolongement du noyau maternel s'engage dans l'axe de chaque bourgeon (fig. 8). Tous

Fig. 9. — Bourgeonnement de l'hydre d'eau douce. (D'après Korschelt et Heider.)

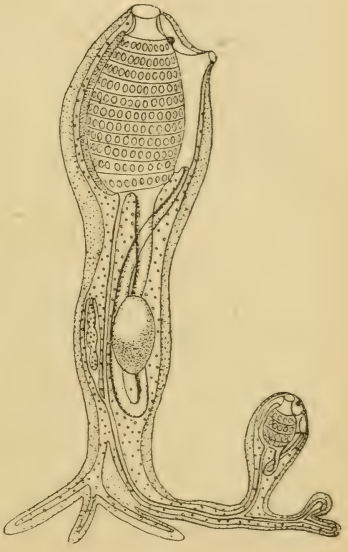

Fig. 10. — Bourgeonnement chez *Clavelina*. (D'après Seeliger ; tiré de Godlewski, 1913.)

sont donc nucléés, et tous auront de ce fait, lorsqu'ils se détacheront, la valeur d'une cellule complète : il leur suffira de croître et de se différencier pour donner naissance à autant d'individus nouveaux.

Chez les Métazoaires les bourgeons ne sont aussi, au

début, que de simples protubérances soit de la surface du corps (fig. 9), soit d'une dépendance de ce dernier (stolon proligère, fig. 10). Tantôt toutes les couches de la paroi, tantôt une seule d'entre elles participent à leur formation ; peut-être même, chez les Méduses (C. Chun), chaque bourgeon procède-t-il d'une cellule mère. Ils peuvent être uniques ou multiples, prendre naissance en des points déterminés ou en des endroits variés. Toujours, en tous cas, ils subissent une véritable ontogénèse ; celle-ci peut différer de celle qui procède d'un œuf fécondé : Caullery (1895) notamment en a donné des exemples et a insisté sur ce point ; mais le résultat final de cette ontogénèse est inévitablement la production d'un organisme normal et complet.

Quelle que soit l'allure du bourgeonnement, la formule que nous énoncions au début de ce paragraphe conserve toute sa généralité et le problème des potentialités du germe initial et des causes de sa formation, qui seul ici retiendra notre attention, est identique dans tous les cas.

Les formes de reproduction agame qu'on peut rassembler sous le nom de *sporulation* et qui comprennent outre la sporulation végétative proprement dite, la formation de gemmules, de statoblastes, de bourgeons d'hiver, de réductiés, etc... [1] vont nous permettre d'approfondir le problème. Une revue sommaire des faits suffira à nos besoins.

Les spores végétatives, très répandues dans le règne végétal, tout comme chez les Protozoaires (spécialement les Sporozoaires), n'existent guère comme telles chez

[1] Pour les détails concernant cette forme compliquée de reproduction agame, voir Korschelt et Heider.

les Métazoaires, leur caractère essentiel étant, en effet, d'être unicellulaires. Voici dans les grandes lignes comment elles se produisent : sous l'influence d'une modification défavorable du milieu ambiant, le Protozoaire s'enkyste, puis son noyau se divise un nombre plus ou moins considérable de fois et la plus grande partie, sinon la totalité du protoplasme, s'accumule en petites masses isolées autour de chacun des noyaux ; le kyste se trouve ainsi rempli de cellules de taille très réduite, généralement flagellées, les *spores*, qui au moment de la rupture de sa paroi se répandent au dehors, s'accroissent et reconstituent autant d'organismes nouveaux.

Chez les Métazoaires, les choses sont un peu plus compliquées et même très différentes, en apparence du moins. Toutefois ces dissemblances sont en rapport avec le degré d'organisation plus élevé et particulièrement avec l'état pluricellulaire du corps des animaux. Il n'y a probablement pas chez les animaux véritables (Métazoaires) de spores unicellulaires, mais on y trouve de nombreuses formations qui leur sont *physiologiquement* équivalentes. Nous pensons, en effet, qu'au point de vue des conditions de leur formation, comme à celui de leur destinée, les hibernacula et les statoblastes des Bryozoaires, les sorites, les gemmules et les réducties des Spongiaires, les bourgeons chargés de réserves que Caullery (1908) a trouvés chez certaines Ascidies du genre *Colella*, les corps plus ou moins analogues décrits par Hérouard sous le pied d'un Scyphistome, sont non seulement les manifestations d'un même processus physiologique, mais ont la même signification que les spores végétatives des Protozoaires.

C'est chez les Eponges, marines et d'eau douce, que ce processus se présente avec le plus de clarté ; c'est là,

d'ailleurs, qu'il est le mieux connu, aussi nous bornerons-nous à tracer en quelques mots l'histoire de leurs gemmules et de leurs réducties (H.-V. Wilson, K. Muller).

A certaines époques de l'année, spécialement en hiver, et d'une façon plus générale quand les conditions extérieures sont défavorables, on voit l'Eponge entrer en état de « dépression », c'est-à-dire que sa vitalité paraît di-

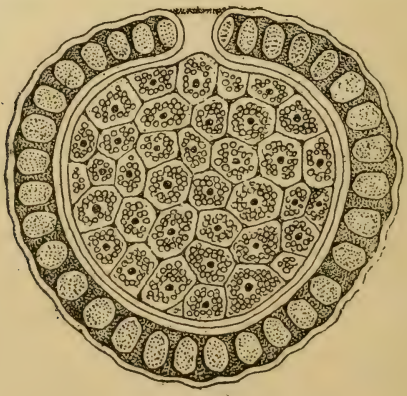

Fig 11. — Gemmule de *Spongilla*
(D'après Vejdovsky ; tiré de Godlewski, 1913.)

minuer ; elle s'atrophie. On remarque alors dans son intérieur des masses arrondies ou ovalaires, composées d'un petit nombre de cellules moulées les unes sur les autres (fig. 11), enveloppées d'une membrane épaisse (gemmules) ou presque nues (réducties). Les cellules qui les constituent ne procèdent jamais des éléments histologiquement les plus différenciés du corps des Spongiaires, les choanocytes, tapissant les parois des chambres vibra-

tiles, mais bien de cellules diverses du parenchyme auxquelles on donne le nom générique d'archéocytes.

Les gemmules ou les réducties sont, à un moment donné, mises en liberté et chacune d'elles reforme une nouvelle Eponge. Tel est le cas le plus typique ; les autres s'y ramènent aisément, aussi n'insisterons-nous pas davantage.

*
* *

Si jetant un coup d'œil d'ensemble sur les diverses modalités de la reproduction asexuée que nous venons de passer en revue, nous cherchons à en dégager le fait fondamental, celui qui se retrouve, toujours identique, sous l'infinie variété des détails dont la diversité des formes animales est la cause exclusive, — le fait, par conséquent, dont il importe de découvrir la raison physiologique, nous aboutissons à la constatation suivante.

A un moment donné, et sous l'influence de conditions à déterminer dans chaque cas particulier, une ou plusieurs parties du corps d'un organisme — Protozoaire ou Métazoaire — cessent de fonctionner selon la manière habituelle et manifestent des propriétés, sinon nouvelles, du moins insoupçonnées jusqu'alors ; elles abandonnent le rôle qui leur était assigné de par leur position dans l'organisme, pour assumer des fonctions d'ordre ontogénétique infiniment plus complexes : l'édification, à elles seules, d'un individu nouveau, semblable à son progéniteur.

Peut-on, dans l'état présent de nos connaissances, tenter un essai d'explication de ce fait qui résume à lui seul la génération asexuée tout entière.

Dans une entreprise de ce genre, le point de vue historique, nous voulons dire phylogénétique, n'a à notre sens aucune portée réelle. Il s'agit en effet d'expliquer la manifestation d'une propriété très générale de la matière vivante, que nous voyons se répéter constamment sous nos yeux chez des êtres généalogiquement fort éloignés les uns des autres : simples Protozoaires, Annélides, Echinodermes et même Chordés. Dans ces conditions, la phylogénèse sera de quelque aide dans l'interprétation des caractères spéciaux qu'affectera le phénomène dans le cas particulier d'ordres, de genres et d'espèces donnés, mais c'est là tout ce qu'on peut attendre d'elle.

C'est donc du point de vue actuel, c'est-à-dire physiologique qu'il faut examiner les faits, déterminant d'abord les conditions naturelles les plus aptes à provoquer la reproduction asexuée, pour recourir ensuite, chaque fois que cela sera possible, à l'analyse expérimentale.

Nous rappellerons ici une remarque faite plus haut et qui semble, *a priori*, de nature à guider les recherches. C'est qu'un même organisme, outre la reproduction sexuée dont il est toujours capable, peut présenter, au cours de sa vie, plusieurs modes de reproduction asexuée : un Protozoaire se divise, s'enkyste ou se conjugue selon les circonstances ; une hydre d'eau douce se reproduit par division ou par bourgeonnement tout en restant capable de former des œufs et des spermatozoïdes. Il doit y avoir un déterminisme pour toutes ces variations, et l'idée s'impose qu'il a sa source dans des changements du milieu extérieur, vraisemblablement associés à des modifications intérieures. On entrevoit tout le parti à tirer de cette idée ; fructueusement exploitée, elle ouvrirait à l'expérience un merveilleux champ de recherches. Programme at-

trayant certes, mais combien obscur encore, car, il faut en convenir, nos connaissances actuelles, même dans les cas les mieux étudiés, sont trop fragmentaires et trop imprécises pour conduire à des conclusions certaines.

Il semble cependant qu'on soit autorisé à dire sans risquer de commettre une *grosse* erreur, qu'un organisme capable de reproduction asexuée entre en propagation, d'une part quand les conditions offertes par le milieu ambiant sont très favorables à sa vie et permettent, par conséquent, d'une façon *durable* une nutrition abondante, une croissance rapide et une vie large ; d'autre part quand elles deviennent défavorables : élévation ou abaissement exagéré de la température, altération quantitative et qualitative de l'alimentation, changements dans la composition physique et chimique du milieu, etc. Cependant, le mode de reproduction n'est généralement pas le même dans ces deux alternatives opposées. Dans la première c'est la prolifération par division qui intervient, ou, chez les animaux coloniaux, le bourgeonnement ; dans la seconde, ce sera la sporulation, la formation de gemmules, d'hibernacula, de bourgeons d'hiver, etc ; il apparaît donc que tantôt c'est l'accroissement de l'organisme, sa pléthore, si cette comparaison est permise, qui provoque sa prolifération, tantôt c'est, au contraire, le ralentissement de son métabolisme [1], son état de dépression, sa réduction de taille et d'activité.

Or, nous avons ramené plus haut à un fait fonda-

[1] On appelle métabolisme tout ce qui constitue le travail intime de la cellule, qu'il s'agisse de processus constructifs, c'est-à-dire de synthèse et d'élaboration, ou de processus destructifs, c'est-à-dire de formation de déchets.

mental unique tout le problème physiologique de la génération asexuée. Comment sortir de ce paradoxe apparent, que des causes diamétralement opposées aboutissent à des résultats identiques dans leur essence, malgré de légères nuances de détails ?

La réponse à cette question est malaisée, mais à défaut d'une explication complète, on peut dès maintenant poser avec sûreté des jalons sur la voie où il convient de la chercher. Disons tout de suite qu'elle est basée sur la conception que se font la plupart des biologistes modernes, du fonctionnement physiologique des organismes et de l'étroite association de leurs parties constituantes en un tout harmonieux.

C'est un savant américain, C. M. Child (1911), qui a, récemment, fait la plus heureuse application de cette idée au problème de la propagation des organismes, et si dans ses travaux il est des considérations sur lesquelles des réserves sont encore nécessaires, les points de vue qu'il a développés n en sont pas moins féconds et ils seront le fondement des considérations qui vont suivre. Si nous limitons ces dernières au règne animal en passant sous silence le règne végétal auquel elles sont pourtant tout aussi applicables, c'est uniquement pour ne pas surcharger ce livre de digressions qui nous entraîneraient très loin et dont le profit serait assez mince [1].

[1] Il ne faut pas croire, en effet, que le règne végétal soit à la base du règne animal. Ils ont naturellement un fonds commun puisque dans tous deux l'élément fondamental est la cellule vivante, mais en dehors de cela, chacun d'eux doit être étudié à part En ce qui concerne spécialement les phénomènes de reproduction, le mode agame et le mode sexuel existent dans les deux règnes : c'est là le fond commun ; mais les aspects sous lesquels ils se manifestent sont parfois très différents, et dans la majorité des cas ils ne sont ni plus simples, ni plus primitifs chez les végétaux que chez les animaux.

Nous envisagerons d'abord les animaux pluricellulaires ou Métazoaires et nous verrons ultérieurement dans quelle limite nos conclusions sont valables pour les Protozoaires.

Dans un organisme adulte, élevé dans la série animale, compliqué dans son organisation et puissamment différencié, les millions de cellules qui le composent, groupées en organes et en tissus, sont synergiquement associées dans chacun de ces groupements ; bien plus, ceux-ci sont eux-mêmes, les uns vis-à-vis des autres, dans un état d'étroite dépendance fonctionnelle. Cette notion capitale ressort avec une évidence de plus en plus convaincante des recherches de la physiologie moderne. Depuis que Claude Bernard et Brown-Séquard ont découvert l'action des sécrétions internes, celles-ci, qu'on leur donne le nom d'hormones ou tout autre, se sont révélées à nos yeux comme des agents de corrélations organiques d'une précision et d'une délicatesse parfois étonnantes.

Si nous descendons maintenant dans la série animale, nous devons nous attendre, *a priori*, à trouver en même temps qu'une différenciation anatomique moins accusée, une rigidité et une complexité moindres des corrélations physiologiques. Des faits bien établis témoignent d'une dégradation de même ordre dans la vie embryonnaire à mesure qu'on remonte à des stades de plus en plus reculés, dégradation d'autant plus manifeste que l'animal envisagé sera plus compliqué dans son état adulte.

L'étroitesse des corrélations nous apparaît donc, dans un organisme donné, comme un symptôme de vieillissement, essentiellement caractérisé par le fait qu'à partir du

germe, le métabolisme primitivement total dans ses diverses parties est remplacé peu à peu par un métabolisme plus spécialisé, en rapport avec la fonction principale des divers organes et avec l'apparition de *structures* différenciées dans leurs cellules constitutives. C'est ainsi qu'il faut entendre le principe de la division du travail formulé, il y a déjà bien longtemps, par H. Milne-Edwards.

Ceci étant admis, il importe de pousser plus avant l'analyse. Dans le jeu des corrélations, toutes les fonctions, et par conséquent tous les organes et toutes les régions du corps ne sont pas équivalentes. Il est des corrélations dominantes (Child) qui, bénéficiant d'un rayon d'action plus étendu, en tiennent d'autres sous leur dépendance [1]. En réalité et pour peu qu'on y réfléchisse, c'est bien cela que nous exprimons quand nous disons que tous les organismes sont « polarisés », c'est-à-dire que leurs différenciations ontogénétiques et leur croissance se font dans des sens déterminés ; dans son expression la plus simple, cette polarité se reconnaît, chez l'adulte, à l'existence d'une extrémité céphalique et d'une extrémité caudale, ou d un pôle oral et d'un pôle aboral. Ajoutons enfin, que la fonction dominante n'est pas forcément la même pendant toute la durée de la vie individuelle, cette durée étant prise dans son acception véritable, c'est-à-dire commençant avec l'œuf fécondé.

Ces prémisses étant établies, supposons que chez un animal de structure assez simple, ou chez un animal plus

[1] Child dans un article tout récent (mars 1915) a donné un bon résumé de ses vues sur la gradation de l'intensité du métabolisme, sur la dominance des zones d'activité intense et sur leur localisation.

hautement organisé, mais non vieilli — au sens où nous avons défini ce terme plus haut — l'étroitesse des corrélations vienne à se relâcher ou que l'intensité de la fonction dominante faiblisse ; dans ces conditions, une ou des parties du corps cesseront complètement ou incomplètement d'être subjuguées par les autres ; elles pourront reprendre une autonomie puissante dans ses manifestations, si le métabolisme spécial auquel elles étaient astreintes jusqu'alors ne les a pas encore marquées de traces indélébiles. Dans les cas où cette autonomie devient complète, les parties isolées récupéreront l'aptitude au métabolisme total qu'elles avaient perdue et leurs potentialités, de ce fait, redeviendront totales aussi ; il leur suffira de vivre et de se nourrir pour développer ces potentialités et subir les différenciations nécessaires à l'édification d'un organisme nouveau.

Entre ces cas parfaits, et la corrélation fonctionnelle absolue et définitive des parties, on conçoit qu'il y ait place pour une infinité d'intermédiaires ; ainsi s'expliquent les multiples degrés du pouvoir de régénération des animaux et les aspects non moins variés de la reproduction asexuée.

On nous accusera peut-être de développer ici des considérations plus théoriques qu'objectives. Si on ne peut encore les élever au rang de vérités scientifiques, on reconnaîtra, néanmoins, qu'elles ont bien plus qu'une valeur spéculative. Il n'y a rien, dans ce que nous avons énoncé, qui ne soit accessible à l'observation et à la vérification expérimentale, et lorsque nous aurons exposé dans les chapitres suivants l'état actuel de la science sur les propriétés de l'œuf et la signification de la segmentation, le lecteur verra bien que la conclusion générale qui

s'en dégage pose comme des *faits acquis* l'existence de corrélations fonctionnelles dans le germe et de changements possibles dans leur degré de fixité ou de labilité. Or, n'est-ce pas là l'essentiel ?

Quoique l'analyse de la reproduction asexuée soit moins avancée que celle de l'œuf et de la fécondation, nous voudrions montrer combien les faits connus corroborent les idées que nous venons d'exposer.

Dans un organisme adulte, tout se passe, avons-nous vu, comme si les différentes parties du corps avaient plusieurs de leurs potentialités inhibées par leurs corrélations mutuelles. Il y a évidemment différents moyens de diminuer ou de supprimer l'influence de ces corrélations et deux d'entre eux, bien mis en relief par Child, nous seront particulièrement précieux.

C'est d'abord l'éloignement d'un organe ou d'une région dominante — au sens que nous avons donné à ce terme plus haut — ; les parties éloignées sortiront de sa sphère d'action et si elles ne sont ni trop vieillies, ni trop spécialisées, elles pourront, ainsi rajeunies, récupérer des propriétés suffisantes pour subir des différenciations nouvelles.

On voit immédiatement tout le parti à tirer de cette conclusion pour l'explication de la reproduction par division et même par bourgeonnement, quand elle se produit sous l'influence de conditions de milieu favorables, permettant un accroissement rapide et considérable de l'individu. Il ne faut pas oublier, en effet, que ce qu'on appelle la « taille normale » d'un animal, n'est autre chose qu'un état d'équilibre, qui ne peut être dépassé sans entraîner des conséquences inévitables, telle par exemple la division, chez les organismes simples.

En second lieu, l'isolement physiologique des parties sera encore réalisable si les corrélations, et spécialement les corrélations dominantes, sont diminuées ou annihilées par des conditions de vie défavorables pour l'organisme et ralentissant son activité vitale. Dans ce cas, les éléments de cet organisme qui ont le moins subi l'empreinte de leurs corrélations, qui sont restés les plus jeunes, pourront récupérer leurs propriétés totales. Si elles n'y réussissent pas, à la mort de l'organisme elles mourront les dernières, mais si, une fois libérées elles continuent à vivre, ce sont elles qui formeront les spores, les gemmules, les statoblastes, les bourgeons d'hiver, etc. N'avons-nous pas vu, en effet, que toutes ces formations sont accompagnées ou plutôt précédées de phénomènes de régression souvent très marqués dans l'individu où elles prennent naissance? Les Spongiaires (H.-V. Wilson, K. Müller) et les Tuniciers (Caullery) nous fournissent de frappants exemples de dégénérescence hibernale d'une grande partie du corps, suivie d'une énergique reproduction agame dès que les conditions extérieures redeviennent favorables. Hérouard (1913) nous a fait récemment connaître le cas curieux d'un Cœlentéré dont le Scyphistome, vers la mi-août, entre en état de dépression et montre les signes d'une mort prochaine, en même temps que certains de ses tentacules se détachent, forment de petites planulas qui se fixent et constituent de nouveaux Scyphistomes.

La notion de l'isolement physiologique apparaît déjà, d'après ce que nous venons de dire, comme une interprétation très plausible de ce que révèle l'observation pure et simple des animaux dans la nature. Néanmoins, les résultats de l'intervention expérimentale sont bien plus probants; nous n'en citerons que quelques-uns qui n'exi-

gent pas, pour être bien compris, de connaissances anatomiques ou zoologiques trop étendues.

Quand on coupe en plusieurs morceaux une hydre, un ver, ou comme l'a fait Driesch une Claveline, chacun de ces morceaux après s'être cicatrisé, reforme une hydre, un ver ou une Claveline. On dit alors qu'il y a *régénération*, mais il est clair que celle-ci ne diffère de la génération par division que parce que l'isolement des morceaux a été mécanique et brutal. Il en est de même si à l'exemple de Caullery (1895) on décapite une colonie de Tuniciers, *Circinalium* par exemple, en ne laissant des individus que leur postabdomen. Au bout de peu de temps, la colonie se reconstitue grâce à un bourgeonnement qui part de la surface de section.

L'action mécanique, ici, aboutit à des résultats identiques à ceux que la nature réalise lorsque l'hiver, sous l'influence du froid et de mauvaises conditions générales, les têtes des colonies de *Circinalium* se flétrissent, s'histolysent et meurent. Qu'il soit rapide ou lent, mécanique ou physiologique, l'isolement est toujours suivi d'une récupération, par la partie restante, d'un complexe de potentialités que rien ne pouvait faire soupçonner.

Le cas des Eponges n'est pas moins suggestif. Nous savons déjà qu'en hiver et dans d'autres conditions encore mal déterminées, l'Eponge s'atrophie, dégénère dans ses parties les plus différenciées, tandis que les cellules plus banales du parenchyme, les archéocytes, forment des gemmules ou des réductices. Or, tandis que dans la nature ce processus ne s'effectue que lentement et progressivement, l'expérimentateur peut le réaliser brusquement. Que l'on broie entre les doigts une Eponge, ou qu'on la passe en l'écrasant à travers un fin tamis (H.-V. Wilson), on voit

au bout de quelques heures les archéocytes se grouper en de petites masses sphériques qui, sauf la membrane d'enveloppe, ont tous les caractères des gemmules : chacune d'elles est capable de régénérer une Eponge.

Dans tous les cas que nous venons de citer, l'intervention expérimentale démontre d'une façon absolue un fait capital : lors de l'atrophie d'une Ascidie ou d'une Eponge qui précède le bourgonnement régénérateur, il n'y a pas de transport, par un procédé quelconque, de certaines propriétés de la partie dégénérée dans celle qui reste. L'isolement mécanique, brutal et rapide, puisqu'il est suivi des mêmes conséquences, prouve que les cellules qui agiront pour combler la perte de substance, quelque grande qu'elle puisse être, tirent toutes leurs propriétés d'elles-mêmes ; elles les possédaient donc virtuellement, et tout porte à croire que si elles ne les manifestaient pas jusqu'alors, c'est que la plupart d'entre elles étaient inhibées de par leurs corrélations fonctionnelles avec l'ensemble.

Ces preuves sont trop convaincantes pour qu'on puisse méconnaître à quel point le principe de l'*isolement des parties* est fécond dans son application aux Métazoaires. Il incombe aux recherches futures de le préciser davantage et d'en analyser le mécanisme, mais la voie qu'il trace est pleine de promesses.

Nous ne dirons qu'un mot des Protozoaires, l'observation naturelle, tout comme l'expérimentation, conduisant pour ceux-ci à des résultats analogues à ceux que nous venons de passer en revue. La seule différence est qu'en raison de leur nature unicellulaire, l'isolement physiologique ou mécanique n'a d'action efficace que si la partie libérée est pourvue d'un noyau. Il n'y a pas, en effet, de

cellule vivante qui n'en possède au moins l'équivalent. Mais puisque cette condition préalable une fois réalisée, l'isolement d'une partie est suivi de la reconstitution du tout, nous sommes en droit de conclure qu'il existe aussi, dans une seule et même cellule, un système de corrélations et d'associations fonctionnelles dont le jeu est sous la dépendance de lois en tout point identiques à celles qui régissent les relations entre organes chez les Métazoaires.

L'importance de cette conclusion n'échappera à personne et sera d'un grand poids pour nous dans la suite de notre exposé, car l'œuf fécondé n'est-il pas lui aussi un organisme unicellulaire ? L'étude analytique de sa composition est l'objet principal de ce livre et nous aurons tout spécialement à rechercher s'il est physiologiquement homogène ou hétérogène.

*
* *

Passons maintenant à la reproduction sexuée et recherchons ses similitudes et ses divergences avec la reproduction asexuée.

Au point de vue morphologique comme au point de vue physiologique, des différences notables les séparent ; nous en avons déjà signalé quelques-unes au début de ce chapitre, mais il y a lieu d'insister et de préciser davantage.

On sait que tous les animaux, y compris les Protozoaires, se reproduisent sexuellement. Or, on ne trouve pas ici la grande variété d'aspects qui caractérise la propagation agame ; les processus sont partout uniformes non seulement dans leur essence, mais encore dans la plupart de leurs détails. C'est chez certains Protozoaires

que les variations sont les plus marquées, et pourtant, même dans les formes les plus simples, elles n'ont rien d'essentiel.

La sexualité, il est à peine besoin de le dire, est basée sur la disjonction des organismes en deux catégories d'individus : les mâles et les femelles. Dans chacun des deux sexes, les éléments générateurs sont des *cellules* spéciales qui se différencient toujours très tôt, parfois même aux tout premiers stades du développement ontogénétique (*Ascaris*, certains Crustacés).

Ces cellules sexuelles, habituellement groupées en organes, subissent, avant de pouvoir accomplir leur fonction, une longue série de transformations, qui n'ont pas leur équivalent dans la reproduction asexuée et qu'on désigne sous le nom de *maturation* ; celle-ci aboutit à la formation d'œufs mûrs dans le sexe femelle et de spermatozoïdes dans le sexe mâle. Enfin, et ceci nous met en présence d'une des énigmes les plus troublantes de la biologie, il faut, pour qu'une ontogénèse puisse commencer et aboutir à un individu nouveau, qu'*un* œuf et *un* spermatozoïde conjuguent entre eux et fusionnent leur substance totalement ou partiellement dans l'acte de la *fécondation*.

Les exceptions à cette loi générale sont rares, secondaires par leur origine et, dans toutes, c'est la cellule sexuelle femelle qui est mise à même de se développer seule.

On voit par cet énoncé que deux grands faits dominent l'ensemble du phénomène de la reproduction sexuelle ; ce sont : 1° la formation dans un organisme de cellules sexuelles, c'est à-dire de cellules à potentialités spéciales, qui très tôt se distinguent des autres par un facies parti-

culier, et qui ne proviennent pas, comme les germes de la génération agame, d'une dédifférenciation d'éléments préalablement adaptés à d'autres fonctions. En effet, les travaux récents confirment de jour en jour l'idée que les cellules-mères des œufs et des spermatozoïdes procèdent directement des premiers blastomères [1] de l'œuf segmenté. 2° Leur nature « sexuelle », c'est-à-dire leur disjonction en éléments mâles et femelles, qui entraîne la nécessité d'une fécondation. Nous envisagerons successivement chacun de ces points.

La notion du principe des corrélations fonctionnelles et de l'isolement physiologique des parties que nous avons développée à propos de la reproduction agame, permet de concevoir sans trop de difficultés que des groupes de cellules, soustraites d'emblée ou très tôt au réseau des associations qui enserre le reste du corps, persistent pendant toute l'ontogénèse, en conservant l'intégrité de leurs propriétés primaires. Cette interprétation ne jette évidemment aucune lumière sur la nature réelle de ces propriétés, c'est-à-dire sur leur aptitude à devenir le point de départ d'une ontogénèse d'où résultera un individu nouveau. Qu'il nous suffise en ce moment de souligner le fait ; l'explication qu'on peut provisoirement en donner se dégagera des derniers chapitres de ce livre.

Mais en ce qui concerne les causes immédiates de l'existence dans un organisme de cellules sexuelles mâles ou femelles, nous ne savons encore rien de précis. Certes, on

[1] On donne le nom de blastomères aux cellules qui proviennent de la segmentation de l'œuf et dont la taille, de ce chef, se réduit de stade en stade, jusqu'à ce que la blastula soit constituée (Voir plus loin).

les voit bien, sous le microscope, apparaître et évoluer ; l'expérience semble démontrer, dès les stades les plus précoces, leur capacité exclusive à devenir sexuelles, mais la raison primaire qui les isole du reste et fixe leur destinée a échappé jusqu'ici à la recherche analytique. En d'autres termes nous ignorons le mécanisme de leur isolement physiologique ; nous savons seulement, grâce aux nombreux travaux publiés sur ce sujet, que sous l'influence de certaines conditions de milieu, ainsi que de modifications internes qu'il est encore impossible de préciser, un organisme jusqu'alors inactif ou capable seulement de reproduction asexuelle peut se mettre à former des œufs ou des spermatozoïdes ; mais le problème biologique que nous avons soulevé reste entier, car les cellules-mères des éléments sexuels ne doivent pas à ces conditions spéciales les propriétés qu'elles manifestent : elles les possédaient déjà à l'état latent.

Le second des deux grands faits dominant la reproduction sexuée, c'est-à-dire la sexualité elle-même, est extrêmement complexe. L'existence de *gamètes* de sexe différent soulève des questions d'un intérêt primordial qui ne se posaient pas pour la génération asexuée : quelles sont les propriétés respectives des œufs et des spermatozoïdes ? Et comme corollaires tout aussi importants : à quel moment de leur évolution acquièrent-ils ces propriétés ? Quelles sont les conséquences de la fécondation ? Pourquoi, sans cette dernière, les gamètes sont-ils voués à la mort ? Les chapitres suivants seront précisément consacrés, sinon à résoudre ces questions, du moins à serrer de près leur analyse.

Les Métazoaires seront l'objet exclusif de notre étude, car c'est chez eux que les problèmes de la reproduction

sexuelle acquièrent toute leur ampleur, toute leur complexité et s'offrent le plus complètement à la recherche descriptive et expérimentale. Que cette restriction ne fasse pas méconnaître l'importance des phénomènes analogues chez les Protozoaires, ni leur valeur dans un essai d'interprétation générale ; d'ailleurs beaucoup de ces êtres unicellulaires ont des gamètes très semblables aux œufs et aux spermatozoïdes des Métazoaires et s'ils ne donnent pas de prise à l'analyse physiologique, il faut en voir la raison dans leur petitesse, dans les détails de leur formation et dans la simplicité excessive des résultats de leur union. Comment rechercher fructueusement chez ces organismes élémentaires les causes et les origines de l'*organisation et de la forme animales ?* Il ne faut pas oublier, d'autre part, que chez beaucoup de Protozoaires la reproduction sexuée présente des caractères très aberrants qui nécessiteraient une explication spéciale ; outre que celle-ci serait forcément incomplète, elle nous obligerait à des digressions qui élargiraient sans avantage appréciable le cadre de notre sujet. Ces écarts peuvent, il est vrai, servir de point de départ à des considérations sur l'histoire phylogénétique de la sexualité; ainsi que nous l'avons déjà dit, nous pensons que s'il est utile que cette histoire soit exactement tracée, il est beaucoup plus profitable pour l'avancement des sciences biologiques de rechercher les causes actuelles du phénomène; celui-ci se passe sous nos yeux et il est plus intéressant de savoir comment il se réalise que de s'efforcer de découvrir quand et comment, au cours des temps, il a pu apparaître.

*
* *

A un autre point de vue, les nombreux travaux dont les Protozoaires ont été l'objet, ont conduit à des consta-

tations précieuses et d'une portée très générale. C'est une grande date dans la science que le jour où Maupas (1888) découvrit que les Infusoires ne peuvent se multiplier indéfiniment par division, qu'au bout d'un certain nombre de générations agames ils vieillissent, montrent, comme on dit, les signes d'une « dépression » (Maupas, 1888-1889) dont ils ne peuvent se guérir qu'en se conjuguant deux à deux. Or, on retrouve incontestablement dans cette conjugaison les phénomènes essentiels qui caractérisent la fécondation des Métazoaires. Il est à peine nécessaire de souligner l'importance capitale de cette découverte ; elle démontre que la continuité de la vie n'est pas assurée par la reproduction agame, et qu'elle aurait un terme si, à un moment donné, un facteur nouveau n'intervenait : ce facteur, c'est la sexualité dont la conséquence la plus remarquable est la fécondation.

Nous n'ignorons pas que des recherches plus récentes, dues surtout à Calkins et à Woodruff, ont bien établi qu'il est possible, chez les Infusoires, de retarder plus que ne le croyait Maupas l'apparition de la dépression et même de maintenir indéfiniment, selon toute probabilité, la reproduction agame. Si par des artifices de culture ou des soins appropriés d'élevage combinés à une sélection artificielle de « races » spéciales, on parvient à perpétuer la division des Infusoires pendant des milliers de générations, on ne peut pas en inférer cependant que la dépression et la conjugaison ultérieure ne sont pas des phénomènes inévitables de la vie normale. Les travaux de Calkins, de Woodruff, de Enriquès sont d'un intérêt considérable ; ils démontrent combien l'étude attentive du milieu, c'est-à-dire des conditions extérieures, est un mode d'analyse pénétrant et fructueux des manifestations vitales des orga-

nismes, mais ils laissent intact le *fait* que, dans les conditions normales et naturelles de leur vie, l'immense majorité des Protozoaires auraient, sans la conjugaison, disparu depuis longtemps de la surface du globe. Tout ceci s'applique intégralement, *mutatis mutandis*, aux Métazoaires : les mieux adaptés d'entre eux à la reproduction agame, gardent en réserve le pouvoir d'une génération sexuée qui sauvera un jour l'espèce de l'extinction définitive [1].

Dès lors, la reproduction agame apparaît plutôt dans la vie d'un animal, comme un épisode lié à certaines conditions éthologiques et physiologiques, tandis que la reproduction sexuée en est la conclusion normale. C'est donc celle-ci que nous devons étudier avant tout, si nous voulons comprendre comment se constituent les organismes qui naissent tous les jours sous nos yeux. Nous exposerons, dans les chapitres suivants, l'étape atteinte par la Science dans cette recherche, et l'on verra que les conclusions que nous dégagerons dans les dernières pages de ce livre, se rattacheront très naturellement aux considérations qui ont été développées dans les premières.

[1] Rappelons notamment l'exemple, plusieurs fois cité par Caullery (1913), de l'Annélide *Ctenodrilus* chez lequel, pendant quarante ans, on n'a connu que la reproduction agame. On croyait qu'il avait perdu définitivement tout pouvoir de former des œufs et des spermatozoïdes quand un jour Monticelli trouva par hasard un grand nombre d'individus en pleine maturité sexuelle.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE DE L'ŒUF MUR ET DE L'ŒUF FÉCONDÉ

Sommaire. — Caractères anatomiques de l'œuf et du spermatozoïde. — Développement et histogénèse des produits sexuels mâles et femelles. — Signification de la période d'accroissement dans l'oogénèse : équilibre de maturation. — Maturation nucléaire et réduction caryogamique : appariement longitudinal des chromosomes, leur disjonction dans la première mitose maturative. — Conditions de la fécondation. — Ses aspects morphologiques. — Etapes de la segmentation de l'œuf fécondé jusqu'à la blastula. — Problèmes généraux et spéciaux que pose la fécondation. — Causes de la monospermie. — Limitation de la polyspermie physiologique. — Constitution et propriétés de l'énergide spermatique. — Causes de la copulation des pronuclei.

La question qui se présente immédiatement à l'esprit, au seuil d'une étude de la reproduction sexuée, est celle de savoir pourquoi il y a des sexes différents et quelles causes déterminantes font qu'un organisme est mâle ou femelle ; question qui de tout temps a tourmenté les penseurs et sur laquelle philosophes et naturalistes ont longuement médité et copieusement écrit ; médecins, économistes, sociologues en ont fait à l'envi l'objet de leurs préoccupations et cet extraordinaire concours d'efforts variés n'a sans doute pas peu contribué à obscurcir le problème.

Des recherches plus précises, labeur des dernières années, ont conduit à des notions claires et exactes qui permettent d'espérer que dans un avenir peut-être

proche nous connaîtrons enfin le mécanisme et, par conséquent, les causes immédiates de la détermination du sexe.

Caullery dans un livre récent (1913) a fait un exposé excellent des principaux résultats de ces travaux et une critique judicieuse, encore que parfois trop sévère, des conclusions développées par leurs auteurs ; nous ne pouvons qu'y renvoyer le lecteur. Pour le moment, nous nous bornerons à dire que nous sommes parmi ceux qui pensent — et Caullery partage aussi cette manière de voir — que le sexe du produit est déjà fixé dans l'œuf fécondé. Le sexe ne s'acquiert donc pas au cours du développement et comme nous croyons, en outre, que le caractère sexuel est un des résultats de la fécondation, l'étude de son déterminisme trouvera sa place au chapitre IV, où nous traiterons des propriétés de l'œuf fécondé.

Provisoirement, nous tiendrons donc le sexe pour donné et nous passerons immédiatement à l'étude des produits sexuels mâles et femelles.

Au point de vue de leur forme et de leur volume, ils diffèrent énormément ; au point de vue de leur composition anatomique, ils présentent des analogies remarquables à côté de dissemblances frappantes.

Dans tous les cas, l'œuf est une cellule : il est formé d'une masse de cytoplasme renfermant un noyau. On donnait et on donne encore parfois le nom de vésicule germinative au noyau de l'œuf à cause de son aspect clair et turgescent. Le cytoplasme est toujours abondant et à l'approche de sa maturité, l'œuf de tout organisme est une très grosse cellule. Il y a toutefois des différences très sensibles entre les espèces animales : le jaune, dans les œufs de poule, représente la cellule-œuf proprement dite,

et on connaît, parmi les Oiseaux, les Reptiles et les Poissons sélaciens, des œufs bien plus volumineux encore. Par contre, l'œuf des Mammifères — y compris la femme — n'atteint guère plus de 1/10 de millimètre de diamètre ; celui de l'*Amphioxus*, ceux des Echinodermes, de beaucoup d'Annélides, de certains Mollusques, etc., sont de même taille ou plus petits encore. La constitution du noyau, qui est partout identique, n'est pour rien dans ces variétés de la taille qui ne relèvent que du corps cellulaire ou cytoplasme. Or, depuis longtemps on a distingué dans ce dernier deux parties : l'une essentielle, le protoplasme, est un mélange complexe de substances diverses, et serait seule vraiment vivante et active ; l'autre le deutoplasme (Ed. Van Beneden), est formée de matériaux nutritifs et autres élaborés au cours de l'oogénèse, et qui seront progressivement utilisés par l'embryon pendant son développement : il se présente souvent sous forme d'enclaves de natures diverses (graisses, lécithine, pigments, matières albuminoïdes variées).

Selon les quantités respectives de protoplasme et de deutoplasme qu'ils contiennent, on a divisé les œufs en alécithiques [1] ou plutôt oligolécithiques, c'est-à-dire pauvres en matériaux de réserves, et lécithiques, ou fortement chargés de deutoplasme : les premiers sont petits, les seconds toujours plus ou moins volumineux. De plus,

[1] Alécithique, signifie, en réalité : complètement dépourvu de deutoplasme (α privatif) Mais il n'y a pas d'œuf vraiment alécithique. L'usage a cependant maintenu le terme, qui est devenu synonyme d'oligolécithique. L'utilité de cette classification est d'ailleurs fort douteuse et la distinction des œufs en deux catégories : œufs à segmentation totale et œufs à segmentation partielle, est plus claire, plus simple, et répond à tous les desiderata,

dans les œufs lécithiques il y a lieu de faire une nouvelle subdivision, basée sur les rapports topographiques existant entre les deux éléments constitutifs du cytoplasme ; on distingue en effet : les œufs télolécithiques dans lesquels le deutoplasme s'accumule surtout vers l'un des pôles (inférieur) et le protoplasme vers l'autre, et les œufs centrolécithiques, plus rares et qu'on ne rencontre guère que chez les Insectes, où le deutoplasme, localisé au centre, est recouvert d'une couche marginale continue de protoplasme qui renferme le noyau.

Cette classification, très ancienne, que donnent tous les traités d'embryologie, mérite quelques commentaires. La distinction d'un deutoplasme s opposant au protoplasme est évidemment justifiée, mais comme l'un est élaboré par l'autre pendant l'oogénèse et assimilé pendant l'ontogénèse, il existe, à tous les stades, des termes de transition entre les deux, et il est telles granulations du cytoplasme que le micrographe le plus expert serait bien embarrassé de classer exactement [1]. En second lieu, dans tous les œufs, le noyau siège dans la partie de l'œuf la plus riche en protoplasme et y occupe une sorte de point d'équilibre. Dans les œufs télolécithiques, le deutoplasme étant plus lourd, la partie supérieure est la plus riche en protoplasme et est le siège du noyau ; un fait

[1] On emploie parfois aussi, au lieu de protoplasme et de deutoplasme, les expressions de vitellus formatif et vitellus nutritif. Elles ont l'avantage de mieux préciser la signification des deux composants du cytoplasme, seulement on est obligé de faire rentrer dans le vitellus formatif une série de produits d'élaboration qui ne sont plus du protoplasme véritable et qui ne serviront pas à la nutrition de l'œuf et de l'embryon. On reviendra d'ailleurs sur ce sujet dans la suite.

analogue, mais moins manifeste, s'observe aussi dans les œufs alécithiques, qui ne sont en général que des œufs télolécithiques à deutoplasme peu abondant. Cette répartition a le mérite d'extérioriser à nos yeux la *polarité* de l'œuf, dans lequel il est dès lors possible de reconnaître un pôle et un hémisphère supérieurs, un pôle et un hémisphère inférieurs, un axe vertical réunissant les pôles, un équateur et des méridiens. Dans la suite de notre étude, nous ferons un fréquent usage de ces termes.

Enfin, il nous reste à établir la signification véritable de ce classement des œufs. En réalité, quelle que soit la quantité et la localisation du deutoplasme, l'œuf conserve un caractère essentiel : il reste *une* cellule capable de donner lieu à une ontogénèse L'accumulation plus ou moins grande des réserves nutritives imprimera un cachet particulier aux aspects morphologiques qui caractérisent les diverses phases du développement, mais, ainsi que l'ont démontré les données de l'embryologie moderne, il s'agit là de simples variantes et les processus sont fondamentalement identiques dans chaque grand groupement du règne animal. Les Vertébrés qui sont, à ce point de vue, un objet de recherches idéal puisqu'on y trouve tous les degrés de la surcharge deutoplasmique, suffiraient, à eux seuls, à justifier cette donnée.

Il devient, par suite, évident que dans une étude analytique des causes et du mécanisme de l'ontogénèse des organismes, le choix du matériel dépendra, non pas de la catégorie à laquelle appartiendra l'œuf étudié, mais des facilités plus ou moins grandes qu'il offrira à l'observation et surtout à l'expérimentation.

On verra bien d'ailleurs, au cours de notre exposé, que

tantôt nous parlerons d'un œuf en général, sans en préciser l'espèce, tantôt d'un œuf d'Echinoderme, de Mollusque ou d'Amphibien.

Nous terminerons la description générale des œufs que nous venons d'esquisser, en disant qu'ils sont inertes, immobiles, et entourés, au moment de la ponte, de membranes vitellines parfois très simples, parfois plus ou moins compliquées. Ces membranes les isolent et les mettent en même temps en rapport avec le milieu ambiant.

Tout autres sont les spermatozoïdes. Très petits, ils affectent, chez la plupart des animaux, la forme d'un long et fin filament, constamment agité de mouvements d'ondulation qui leur permettent de cheminer dans les liquides où ils sont émis, avec une rapidité plus ou moins grande. Ce n'est que dans quelques cas spéciaux, par exemple chez les Crustacés et les Nématodes qu'il existe des exceptions à cet aspect général : elles n'ont qu'une importance très relative, et nous jugeons inutile de nous y arrêter.

Sous sa forme habituelle, le spermatozoïde est donc une *cellule flagellée ;* le fouet vibratile, très mince mais fort long, en constitue la plus grande partie : on l'appelle la queue. Elle est unie par un col à la tête, très mince aussi, mais beaucoup plus courte que la queue, et qui affecte des formes diverses : bâtonnet, fer de lance, sabre, etc. La tête, complètement homogène, est essentiellement composée du noyau, coiffé à son extrémité libre d'un organe effilé d'origine cytoplasmique, le perforateur (fig. 12). Enfin, dans le col, on trouve une ou deux granulations de nature ou du moins d'origine centrosomiale et du cytoplasme composé

spécialement de mitochondries, disposées en spirale [1].

Il semblerait, d'après cette description intentionnellement sommaire, que morphologiquement l'œuf et le spermatozoïde n'aient aucun point commun ; il n'en est rien et une étude plus approfondie fera ressortir des analogies très marquantes ; nous tâcherons d'en faire comprendre la portée, en évitant autant que possible les détails descriptifs trop minutieux.

Fig 12. — Schéma d'un spermatozoïde. (D'après Edm.-B. Wilson)

Les cellules sexuelles souches des œufs et des spermatozoïdes, que l'on désigne respectivement sous les noms *d'oogonies* et de *spermatogonies*, ne diffèrent les unes des autres par rien de caractéristique, et n'était la structure générale de l'organe qui les loge (ovaire ou testicule) leur diagnostic serait impossible. En revanche, on ne peut guère les confondre avec les autres cellules du corps : leur noyau est grand et clair, leur corps cytoplasmique de forme arrondie est abondant et chargé de ces granulations à affinités colorantes spéciales auxquelles les histologistes ont donné le nom de mitochondries. Ces cellules prolifèrent activement par les processus ordinaires de la division

[1] Cette description est peu détaillée; elle suffira cependant au but que nous nous proposons. La description approfondie du spermatozoïde nous ferait sortir de notre sujet. Certains détails complémentaires seront d'ailleurs ajoutés dans le paragraphe relatif au développement des spermatozoïdes.

cellulaire [1] ; puis à un moment donné, cette prolifération cesse ; chacune des oogonies ou des spermatogonies de dernière génération commence une évolution nouvelle et subit un cycle de transformations tout à fait caractéristique et propre aux cellules sexuelles. Le voici, brièvement résumé.

Les spermatogonies, comme les oogonies, augmentent de volume : elles traversent une *période d'accroissement*, inégale dans les deux sexes. Très limitée chez le mâle où la taille des spermatogonies ne dépasse jamais *beaucoup* celle d'une grosse cellule du reste du corps, elle est infiniment plus longue et plus efficace chez la femelle, puisqu'elle ne s'achève que quand l'œuf a acquis ses dimensions définitives. On donne généralement le nom de spermatocyte de premier ordre et d'oocyte de premier ordre, aux spermatogonies et aux oogonies pendant la durée de leur croissance. C'est donc pendant qu'il est au stade d'oocyte de premier ordre, que le cytoplasme ovulaire élabore les matériaux deutoplasmiques qui sont accumulés dans l'œuf mûr, parfois en grande abondance. Il ne faut cependant pas perdre de vue — et nous sommes d'avis qu'on insiste généralement trop peu sur ce point — que la quantité de protoplasme augmente beaucoup aussi. On a trop de tendance à ramener l'accroissement de l'œuf à une simple deutoplasmagénèse : celle-ci est particulièrement frappante à l'examen microscopique, mais elle n'en est pas moins précédée et accompagnée

[1] C'est-à-dire que la chromatine nucléaire se répartit également dans les deux cellules-filles à la suite d'une fissuration longitudinale des chromosomes Nous renvoyons aux ouvrages spéciaux pour les détails de la division cellulaire.

d'une protoplasmagénèse très active. En d'autres termes, l'oocyte de premier ordre ne se comporte pas seulement comme une cellule glandulaire fabriquant des réserves qu'elle utilisera plus tard, elle accroît aussi sa quantité de protoplasme, édifiant ainsi le substratum nécessaire au déroulement des manifestations ontogénétiques futures.

Ce travail actif de l'oocyte pendant cette période se traduit naturellement par des aspects morphologiques et des transformations chimiques ; les premiers ont été l'objet de nombreux travaux que l'intérêt qu'ils offrent en cytologie générale justifie pleinement (O. Vander Stricht et ses élèves, Mlle Loyez, etc.). Nous ne pouvons malheureusement que les signaler sous peine de sortir du cadre que nous nous sommes tracé [1].

Quant aux transformations chimiques qui sont l'expression du métabolisme de l'œuf en voie d'accroissement, il serait désirable que leur étude, à peine ébauchée, fût

[1] Une des principales caractéristiques de la période d'accroissement, est la formation, au sein du cytoplasme, d'une grande quantité de mitochondries, c'est-à-dire de fines granulations, isolées ou unies en chaînettes offrant des caractères microchimiques assez nets. Elles ne sont probablement qu'une étape intermédiaire entre le protoplasme proprement dit et les divers produits de sa différenciation. Au début, elles sont accumulées autour du centrosome de l'oogonie ou de l'oocyte, formant avec lui un amas assez considérable que l'on appelle souvent le corps vitellin de *Balbiani* Plus tard, elles se dispersent ou se rassemblent en d'autres endroits. Elles ne sont pas toutes utilisées dans la formation des réserves nutritives, loin de là. Il en persiste un grand nombre, dans la partie de l'œuf la plus riche en protoplasme; on les retrouve plus tard dans les cellules embryonnaires, et elles servent à former certains de leurs éléments structuraux (substance musculaire, nerveuse (?) grains de sécrétion glandulaire, etc.) On discute encore beaucoup sur leur signification et nous aurons d'ailleurs l'occasion d'y revenir.

poussée plus avant. Donner aux images que révèle le microscope la consécration de l'analyse chimique, c'est, en effet, serrer la vie de plus près, c'est en pénétrer le mécanisme intime ; tâche ardue s'il en fut, mais combien riche en promesses !

A côté d'études fragmentaires, nous ne connaissons dans cette voie qu'un seul travail d'ensemble qui ait été poussé aussi loin que le permet l'état de la science, c'est celui de E. Fauré-Frémiet sur l'œuf de l'*Ascaris megalocephala*.

Sans entrer dans les détails, puisqu'il ne s'agit encore que d'un cas particulier, il convient cependant d'y souligner ce qui a probablement une portée générale. L'analyse a permis à Fauré-Frémiet, de retrouver le lien chimique qui unit les substances contenues dans l'oogonie et dans le milieu où elle baigne, à celles que renferme l'oocyte qui a fini de s'accroître ; il y a donc dans l'oocyte une véritable élaboration, présentant tous les caractères des réactions chimiques, et se déroulant dans un ordre rigoureux. Ces réactions, diverses de par la variété des substances qu'elles utilisent et de celles qui en proviennent, s'arrêtent tout naturellement quand leurs vitesses s'égalisent, et il s'établit alors un état d'équilibre pendant lequel l'œuf, ayant atteint sa taille définitive, reste inerte. Nous nous expliquons ainsi, et c'est loin d'être négligeable, pourquoi la période d'accroissement de l'œuf est limitée, et pourquoi, quand il a fabriqué certaines substances et acquis un certain volume, il ne va pas plus loin.

La période d'accroissement des spermatocytes de premier ordre est vraisemblablement soumise à des lois analogues, mais comme elle est toujours peu accusée, les

réactions chimiques qui s'y passent nous échapperont longtemps encore.

Abstraction faite des phénomènes nucléaires dont nous parlerons plus loin, l'histogénèse de l'œuf s achève quand il est, selon l'expression de Fauré-Frémiet, en équilibre de maturation, c'est-à-dire quand s'arrête le métabolisme qui dirige son accroissement. En revanche, l'histogénèse des spermatozoïdes va seulement commencer à ce moment, et pour ne plus avoir à y revenir, nous en retracerons rapidement les étapes essentielles.

Sans phase de repos appréciable, le spermatocyte de premier ordre, dès qu'il a atteint sa taille définitive, se divise en deux ; les deux cellules-filles portent le nom de spermatocytes de second ordre ; immédiatement après, et sans subir d'accroissement nouveau, chacun de ceux-ci se divise à son tour en deux petites cellules, appelées dans la nomenclature que nous adoptons, spermatides.

Il résulte de cette description que chaque spermatogonie de dernière génération donne naissance, après s'être accrue, et par deux divisions successives, à *quatre* spermatides. Celles-ci ne prolifèrent plus et se transforment directement en quatre spermatozoïdes. Cette évolution est d'une constance absolue dans toutes les spermatogénèses qui ont été étudiées, et nous verrons dans un instant qu'elle a son équivalent morphologique chez l'œuf, lors de sa maturation.

En ce qui concerne la transformation de la spermatide en spermatozoïde mûr, nous serons très bref. La spermatide possède : un noyau, un corps cytoplasmique renfermant un amas de mitochondries, un centrosome, et un corpuscule assez particulier dont l'origine n'est pas encore définitivement établie, l'idiosome. Le noyau s'allonge,

devient homogène et compact, prend la forme d'un bâ-

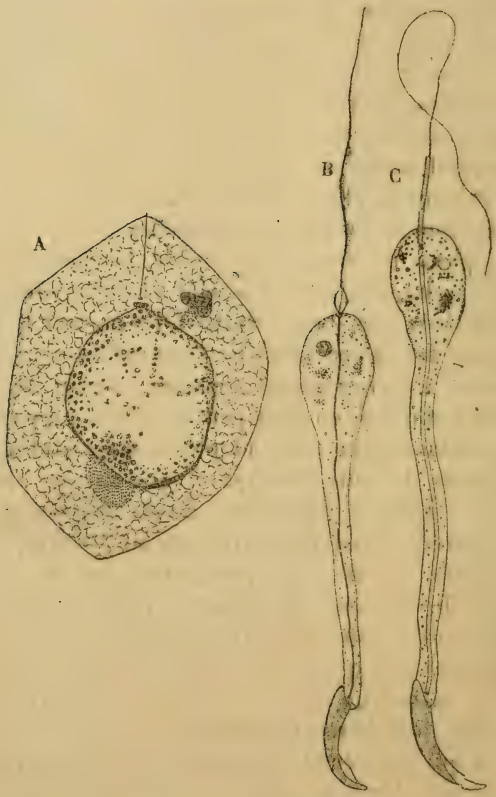

Fig. 13. — A, B, C, trois stades successifs de la transformation d'une spermatide en spermatozoïde chez le rat (D'après Duesberg.)

tonnet, d'un sabre ou d'un fer de lance ; l'idiosome le

coiffe, puis s'étire et devient le perforateur. A eux deux, ils formeront la tête du spermatozoïde définitif. Le cytoplasme et les mitochondries, avec le centrosome, s'amassent au pôle du noyau opposé à l'idiosome ; le centrosome se divise le plus souvent en deux : tandis que le centrosome proximal s'accole au noyau, le distal s'en écarte plus ou moins, tout en restant uni au premier par un tractus filamenteux. Autour de ce tractus une partie des mitochondries s'enroule, dessinant une traînée spiralée ; tout cet ensemble formera le col. Enfin, du centrosome distal part très tôt un long fouet, qui après allongement constituera le flagellum du spermatozoïde adulte. Une minime partie du cytoplasme de la spermatide est seule utilisée pour la formation du col ; le reste est expulsé et dégénère avec les mitochondries qu'il renferme (fig 13, A. B. C.).

En somme toute cette évolution, si complexe dans son allure, n'a rien de très spécifique. Elle se ramène à l'histogénèse d'une cellule uniflagellée, librement mobile et de forme un peu spéciale. L'évolution du centrosome, notamment, qui a suscité tant de patientes recherches, n'est en réalité qu'une application particulière de la loi générale formulée par Henneguy (1898), qui régit les rapports existant entre le centrosome d'une cellule destinée à devenir ciliée, et la série des granulations qui se trouveront à la base des cils ; ces derniers procèdent d'une fragmentation du centrosome.

A côté de ces contrastes marqués entre l'œuf et le spermatozoïde, il est des analogies ou plutôt des homologies très frappantes. La première, dont nous avons déjà dit un mot, concerne l'oocyte de premier ordre : arrivé au terme de sa croissance, il subit avant de pou-

voir entrer en développement deux divisions successives, grâce auxquelles prennent naissance quatre cellules. C'est, en tout point, ce qui se passe dans la spermatogénèse, seulement des quatre cellules ainsi formées et que selon la terminologie adoptée on devrait appeler « oocides », trois sont rudimentaires et s'atrophient complètement, une seule devenant l'œuf mûr véritable. Chacune des deux divisions, en effet, est très inégale ; lors de la première, par laquelle doivent se former deux « oocytes de second ordre », le noyau se répartit également dans les cellules-filles, mais l'une d'entre elles accapare tout le cytoplasme, ou peu s'en faut, au détriment de l'autre. Celle-ci, par conséquent, bien que possédant un noyau suffisant, est complètement dépourvue du protoplasme et du deutoplasme nécessaires ; elle subira, ou plutôt dans bien des cas, esquissera une deuxième division, mais sa mort ou celle de ses deux descendants est inévitable.

La seconde division de l'oocyte de second ordre vrai, se fait suivant le même type que la première : répartition égale du matériel nucléaire mais très inégale du cytoplasme. L'une des cellules-filles, ou oocides, est vouée à la mort, tandis que l'autre, qui a tout accaparé, est l'œuf mûr. Les trois petites cellules abortives issues des deux divisions consécutives qui accompagnent la maturation de l'œuf, ont été désignées, il y a longtemps déjà, sous le nom de « globules polaires », appellation qui leur est conservée de nos jours (Voir fig. 14, A. B. C.).

A part de légères variantes, tous les animaux se conforment au tracé général que nous venons d'indiquer. Souvent le premier globule polaire dégénère avant d'avoir pu se diviser ; parfois les globules polaires atteignent

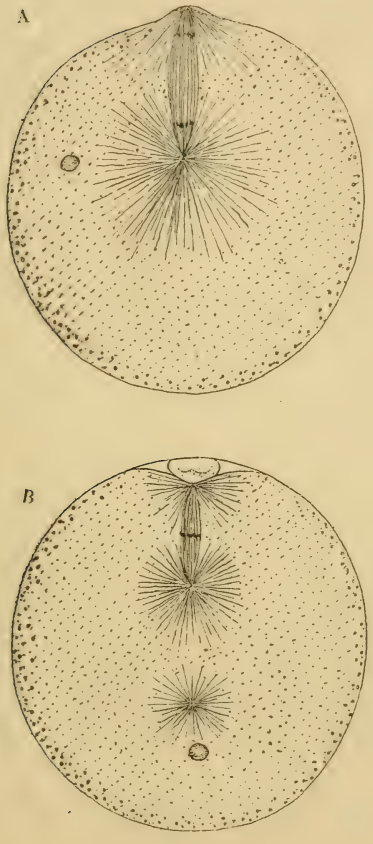

Fig. 14. — A, B. Formation des globules polaires et fécondation, chez *Mactra*.

(D'après Kostanecki ; tiré de Godlewski.)

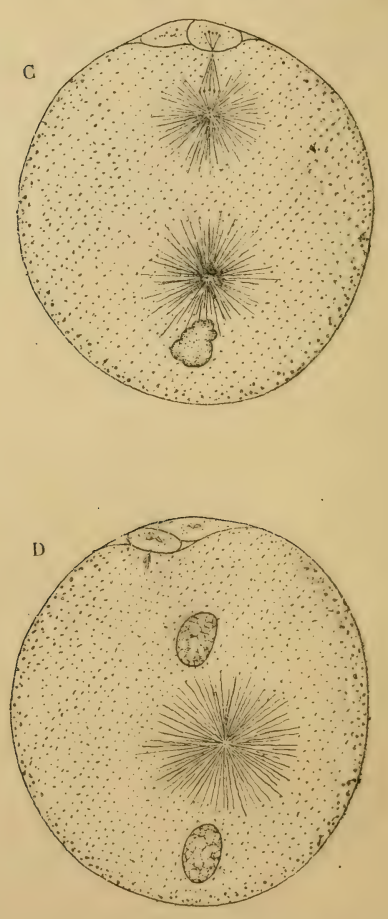

Fig. 14 *bis*. — C, D. Formation des globules polaires, fécondation, formation de l'énergide spermatique, chez *Mactra*.
(D'après Kostanecki ; tiré de Godlewski.)

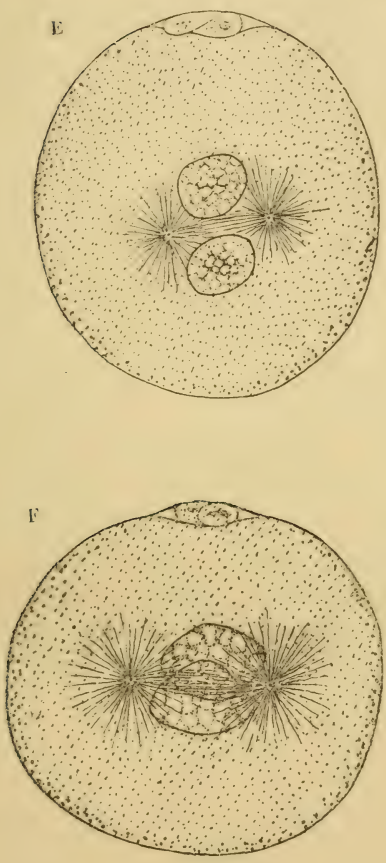

Fig. 14 *ter*. — E, F. Copulation des pronuclei, et première segmentation de l'œuf fécondé chez *Mactra*.

(D'après Kostanecki ; tiré de Godlewski.)

une taille relativement grande et des spermatozoïdes

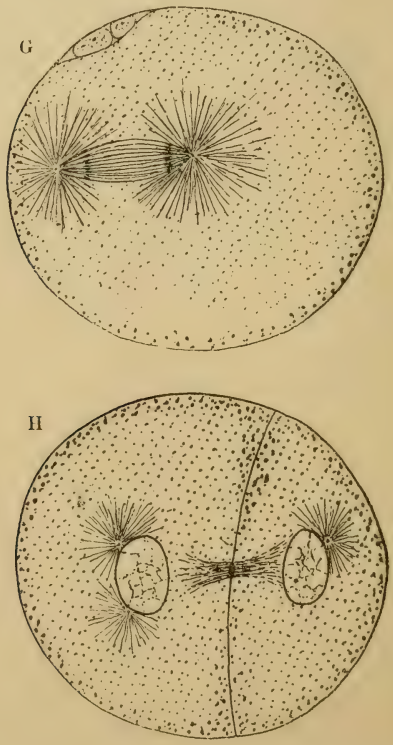

Fig. 14 *quater*. — G, H. Première segmentation de l'œuf fécondé chez *Mactra*.

(D'après Kostanecki ; tiré de Godlewski.)

peuvent même y pénétrer ; on a cité des cas où la première division de l'oocyte de premier ordre donnait deux

cellules égales, et on pourrait considérer alors qu'il s'est formé deux œufs mûrs au lieu d'un (P. Francotte), mais, à notre sens, la réalité de cette éventualité n'a pas été démontrée jusqu'ici [1].

Le parallélisme le plus frappant dans l'évolution des spermatocytes et des oocytes apparaît dans les changements qu'y subissent leurs noyaux ; quelques explications préliminaires en feront mieux saisir la valeur.

Le noyau de toute cellule renferme une substance, qu'en raison de son affinité pour les matières colorantes basiques, on a désignée sous le nom de *chromatine*. Au moment où la cellule se prépare à se diviser, la chromatine affecte toujours la forme de bâtonnets ou de filaments recourbés ou non en anses, nettement individua-

[1] Dans un travail paru plusieurs mois après la rédaction de ce chapitre, Ed.-G. Conklin (septembre 1915) vient de faire connaître un fait intéressant en lui-même, mais susceptible de plusieurs interprétations. Chez *Crepidula*, le spermatozoïde pénètre dans l'œuf pendant la première mitose de maturation. Si, au moment où cet œuf subit sa seconde mitose, on le soumet à l'action violente de la force centrifuge, le second globule polaire prend des proportions gigantesques et devient aussi volumineux que l'œuf. Pourtant, il n'a pas été activé par le spermatozoïde qui, depuis un certain temps déjà, siégeait dans l'oocyte, puisqu'il ne se développe pas, alors que l'œuf, malgré son volume anormalement réduit, le fait parfaitement. Cela prouve, pour Conklin, que la substance fécondante apportée par le spermatozoïde n'est pas ou n'est que très lentement diffusible, et tout tend à faire admettre qu'elle est contenue dans le centrosome spermatique. Semblable conclusion est passible de multiples objections. Il convient de remarquer, en effet, que chez *Crepidula*, au moment où l'œuf expulse son second globule polaire, le spermatozoïde n'a encore accompli aucun des actes essentiels de la fécondation ; il n'a guère fait que déclancher le mécanisme qui préserve l'œuf de la polyspermie ; c'est sans doute parce que jusqu'alors, la maturation cytoplasmique était encore insuffisante.

lisés et en nombre toujours strictement déterminé. Ce sont les *chromosomes*. Dans une espèce donnée, ce nombre est constant, tout comme la forme des chromosomes d'ailleurs, pour toutes les cellules du corps ; nous l'appellerons la *formule chromosomiale* : chez certains animaux, elle est de quatre, ailleurs de six, huit et parfois cent et plus. Or, le fait essentiel dans la mitose [1] est que chaque chromosome se fend longitudinalement et que chacune des moitiés ainsi isolées passe dans une des cellules-filles et entre dans la constitution de son noyau. Il s'ensuit que de génération en génération, ceux-ci possèdent toujours la même formule chromosomiale.

Ces faits très caractéristiques et connus d'ailleurs depuis longtemps ont fait considérer les chromosomes comme existant, tout au moins virtuellement, dans le noyau au repos ; pour les partisans de cette interprétation, les mêmes chromosomes réapparaîtraient toujours à chaque mitose successive. Cette idée est le fondement de la théorie bien connue de la permanence et de la continuité des chromosomes à travers les générations cellulaires ; elle a été le point de départ de vues spéculatives sur les tendances héréditaires, leur substratum éventuel et le mécanisme de leur transmission. Nous ne ferons pas la critique de cette théorie, car nous pensons, avec d'autres (Henneguy et Prenant, notamment), qu'elle manque de bases objectives ; d'ailleurs les chapitres suivants démontreront qu'on étudie plus fructueusement le problème de

[1] On désigne sous ce nom la division de la cellule ; on dit souvent mitose nucléaire pour division du noyau ou caryodiérèse, et mitose cellulaire pour division cytoplasmique ou cytodiérèse (Henneguy, 1896).

l'hérédité quand on n'en schématise pas d'avance les données dans des formules hypothétiques.

Ce n'est pas, nous nous hâtons de le dire, que les chromosomes soient sans importance, loin de là, et la façon dont ils se comportent dans les cellules sexuelles le montrera à l'évidence.

La division des spermatogonies et des oogonies ne se fait pas autrement que celle des autres cellules du corps : leur taille relativement considérable et la netteté avec laquelle les chromosomes apparaissent, y rendent aisée l'étude de la mitose; celle-ci revêt ses aspects habituels, seulement, dès que commence la période d'accroissement, et que l'oogonie ou la spermatogonie de la dernière génération passe au stade d'oocyte ou de spermatocyte de premier ordre, le noyau, de façon identique dans les deux sexes, subit une série de transformations caractéristiques, dont l'interprétation est difficile. Dans le sexe mâle leur durée est relativement courte, et elles s'achèvent au moment où le spermatocyte de premier ordre se prépare à la division ; chez la femelle, par contre, on ne les observe facilement que dans les premières phases de l'accroissement. Tant que durent la protoplasmagénèse et la deutoplasmagénèse, toute l'activité fonctionnelle du noyau est détournée vers le métabolisme du cytoplasme et les structures qui s'étaient ébauchées deviennent bientôt indistinctes et font place à d'autres ; en un mot, le noyau prend l'aspect décrit depuis longtemps sous le nom de vésicule germinative [1] et

[1] En réalité, la vésicule germinative est un *état fonctionnel* du noyau de l'œuf, caractéristique de la période pendant laquelle se fait l'élaboration des matériaux cytoplasmiques. On l'a beaucoup étudiée,

ce n'est qu'au moment de la formation du premier globule polaire que l'analogie entre l'oocyte et le spermatocyte redevient complète.

En somme donc, dans l'oogénèse, un état nucléaire particulier s'interpose dans la série des stades réalisés dans la spermatogénèse et cette phase intercalaire correspond à la période d'élaboration cytoplasmique qui doit donner à l'œuf sa forme et son volume définitifs. Puisque dans les deux sexes le résultat final est le même et puisqu'il est préparé aux stades initiaux, de façon identique, nous estimons qu'il est loisible, pour la clarté de l'exposé, de baser notre description sur l'organe où le déroulement des processus est le plus régulier et l'analyse la plus facile : aussi choisirons-nous le testicule. Hâtons-nous d'ajouter qu'on ne doit pas en inférer que la phase intercalaire de l'oogénèse soit de médiocre importance ; nous verrons au contraire, plus tard, que les propriétés évolutives de l'œuf surpassent celles du spermatozoïde, et tout nous autorise à croire que c'est précisément pendant la période intermédiaire que cette prépondérance s'établit. Néanmoins, dans la recherche de la signification des mitoses de maturation et de leurs résultats nous pouvons en faire abstraction.

La description que nous allons entreprendre repose sur les recherches de H. von Winiwarter (1900), de A. et

mais les résultats obtenus se laissent difficilement généraliser. Si l'on n'y retrouve pas facilement les chromosomes appariés, on y rencontre en général des éléments de formes et d'aspects divers : taches chromatiques, nucléoles, etc. Tout cela joint à une turgescence considérable, donne à la vésicule germinative un aspect caractéristique, mais dont la signification physiologique est trop obscure encore pour être exprimée autrement que par le terme vague d'état fonctionnel.

K.-E. Schreiner (1906), de V. Grégoire, etc... Nous n'ignorons pas que son exactitude est contestée par bon nombre d'auteurs et nous dirons un mot, plus loin, des divergences d'interprétation auxquelles peuvent donner lieu les images microscopiques ; le choix que nous faisons nous paraît suffisamment justifié par les préparations que nous avons eu l'occasion d'examiner [1].

Voici, selon toutes probabilités, comment les choses se passent [2]. Tandis que le spermatocyte de premier ordre commence à s'accroître — et il en est exactement de même pour l'oocyte — son noyau grandit : les chromosomes apparaissent en nombre normal [3], s'individualisant soit directement aux dépens des granulations chromatiques irrégulièrement réparties dans le noyau, soit par fragmentation secondaire d'un long filament pelotonné sur lui-même [4]. Tout ceci semblerait n'indiquer encore qu'une

[1] Nous avons eu l'occasion de voir les préparations de Schreiner ; nous en avons fait nous-même de très nombreuses sur des objets variés

[2] Nous ferons volontairement abstraction, pour le moment, des chromosomes spéciaux auxquels on attribue la détermination du sexe. Ils compliqueraient inutilement l'exposé, et leur étude trouvera mieux sa place au chapitre IV.

[3] On emploie souvent les expressions de noyaux diploïdiques et haploïdiques, ou d'amphicaryons et monocaryons pour désigner respectivement les noyaux contenant le nombre normal et le nombre réduit de chromosomes. Nous croyons être tout aussi précis en disant simplement noyaux normaux et noyaux réduits : le langage courant, quand il est possible de l'employer, est toujours le meilleur.

[4] Bon nombre d'auteurs se refusent à admettre l'existence d'un stade spirème. Le plus souvent, cette opposition est due à ce qu'ils sont partisans, en principe, de la théorie de l'individualité et de la continuité des chromosomes, et dès lors toute apparence de spirème leur est suspecte. Pour notre part nous n'excluons nullement la pos-

simple préparation à la division du noyau ; il n'en est rien pourtant ; les chromosomes très longs, très grêles et d'abord enchevêtrés, se disposent bientôt en longues anses s'orientant toutes dans le même sens, de telle sorte que leurs extrémités libres convergent vers le point où la membrane nucléaire (qui est encore intacte) est le plus proche du centrosome. C'est ce que beaucoup d'auteurs

Fig. 15 — Trois spermatocytes de *Locusta viridissima* montrant l'appariement longitudinal des chromosomes en voie de s'effectuer.
(D'après O.-L. Mohr.)

appellent le stade « en bouquet » (fig. 16). Cette orientation, ou *centrotaxie*, pour être très fréquente, n'est cependant pas absolument constante et on a signalé des cas où elle fait défaut ou n'est que peu accusée (P. Gérard, chez *Stenobothrus biguttulus*). On voit, dans ce bouquet, les anses grêles s'apparier, c'est-à-dire se disposer par groupes de deux éléments qui courent parallèlement l'un

sibilité de l'existence d'un filament continu et pelotonné, d'où les chromosomes s'isoleraient par simple fragmentation. On voit souvent des images microscopiques qu'il est difficile d'interpréter autrement.

à l'autre (fig. 15). Alors commence un processus spécial, simple en soi, mais très compliqué par les aspects qu'il provoque, c'est la phase *synapsis*. On peut, croyons-nous, la définir de la façon suivante : les deux composants des anses doubles (appariées), s'accolent plus étroitement, peut-être même se soudent en un cordon unique [1].

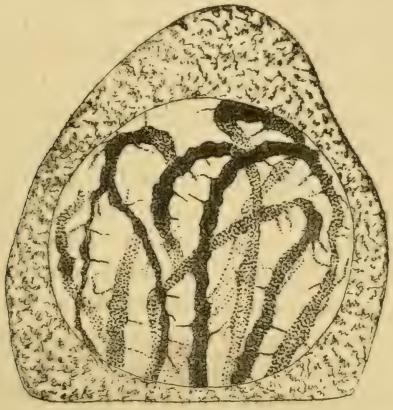

Fig. 16. — Stade « bouquet » chez *Tomopteris onisciformis*.
(D'après A. et K.-E. Schreiner.)

Chacun de ces cordons, formé rappelons-le de deux chromosomes conjugués, se rétracte en s'épaississant et en se condensant de plus en plus. Ils perdent ainsi leur

[1] Certains auteurs veulent à tout prix que cette soudure soit complète et constante. Il y a cependant des cas, décrits par de bons observateurs (Schreiner, P. Gérard) dans lesquels elle ne paraît pas exister. Personnellement, nous estimons que l'on a attaché à ce détail une importance beaucoup trop grande et qui a son origine dans une représentation schématique trop étroite du mécanisme de l'hérédité.

forme de longues anses, et en se tassant donnent naissance à des images que les plus puissants objectifs ne permettent guère de déchiffrer. Quoi qu'il en soit, cette rétraction terminée, les fragments chromatiques se dispersent dans l'aire nucléaire et viennent finalement se ranger en une plaque équatoriale, dans le fuseau de la première division de maturation (division du spermatocyte — ou de l'oocyte — de premier ordre en deux spermatocytes — ou oocytes — de second ordre).

A ce moment ils n'ont plus rien de leur aspect primitif ; ils revêtent des formes diverses, mais constantes pour chaque espèce animale : courts bâtonnets, anses trappues, crochets, etc... (fig. 32, chap. IV) qui rappellent, sous une forme plus massive, les chromosomes simples dans les divisions ordinaires ; mais, point capital, *leur nombre est réduit de moitié* puisque chacun de ces soi-disant chromosomes en contient en réalité deux : la fente étroite, qui sépare les composants, est souvent encore bien visible à ce stade.

Il nous faut signaler ici un fait intéressant qui a frappé divers observateurs. Lorsqu'on examine les chromosomes de la plaque équatoriale d'une mitose ordinaire, d'une spermatogonie ou d'une oogonie de *Locusta*, par exemple (V. fig. 26, chap. IV) on remarque que les 28 chromosomes qui s'y trouvent (nous faisons ici abstraction des chromosomes sexuels) se distinguent, au point de vue de la forme et des dimensions, en deux séries de quatorze chromosomes, chaque terme d'une série ayant son équivalent dans l'autre .

[1] Le travail de O.-L. Mohr, où ces faits sont décrits avec une grande netteté, était composé et prêt à sortir de presse au moment

Dans la plaque équatoriale de la première figure de maturation, on ne retrouve plus qu'une seule série, mais chacun de ses éléments étant double, on en a conclu que pendant la synapsis ce sont les chromosomes de même forme des deux séries qui se sont appariés.

Cette interprétation est très vraisemblable, mais il lui manque la consécration de l'observation directe et nous ne la retiendrons donc qu'à titre d'indication.

Quand se poursuit la division du spermatocyte (oocyte) de premier ordre en deux spermatocytes (oocytes) de second ordre, les chromosomes doubles de la plaque équatoriale se dissocient de telle sorte que chacun des composants passe dans une des cellules-filles. Celles-ci ne possèdent donc plus dans leur noyau que 14 chromosomes ; leur formule est ainsi réellement réduite de moitié ; aussi donne-t-on à cette première mitose de maturation, le nom de *division réductionnelle. Comparés aux autres cellules du corps, les spermatocytes* (*et les oocytes*) *de second ordre n'ont, par conséquent, qu'un demi-noyau.*

Quant à la seconde mitose, qui aboutit à la formation des spermatides chez le mâle, ou à celle de l'œuf mûr et du second globule polaire chez la femelle, elle est très simple et s'accomplit suivant le mécanisme ordinaire. Les chromosomes se fendent suivant leur longueur et les deux moitiés se répartissent dans les deux cellules-filles. On l'appelle *équationnelle*, par opposition à la première. Il résulte de ce que nous venons de dire, que le noyau du spermatozoïde, comme celui de l'œuf mûr, se constitue

de la déclaration de guerre de l'Allemagne à la Belgique. Il sera livré au public lorsque des temps meilleurs permettront à nouveau la publication des *Archives de biologie*.

aux dépens d'un nombre de chromosomes réduit de moitié, par rapport à celui des spermatogonies et des oogonies, ou, plus généralement, des autres cellules du corps.

Les faits que nous venons d'exposer sont de deux ordres. Il en est qu'on peut considérer comme définitivement acquis à la science et que personne ne conteste plus ; le principal d'entre eux est la réduction numérique des chromosomes au cours de la maturation des produits sexuels. A Ed. Van Beneden (1883) revient le mérite de l'avoir établi il y a plus de trente ans. Beaucoup d'autres, en revanche, prêtent encore à discussion ; tels l'appariement ou conjugaison longitudinale des chromosomes, la disjonction des couples au moment de la première mitose, et l'existence dans les spermatogonies et les oogonies des deux séries de chromosomes dont nous avons parlé plus haut.

Nous ne pouvons entrer ici dans le détail de ces controverses qui témoignent de la complication des processus et de la difficulté de leur analyse. Si nous nous rallions de préférence à l'interprétation de A. et K. Schreiner, et, avec certaines restrictions, de H. von Winiwarter, c'est parce que nous avons observé par nous-même dans le testicule de divers animaux, avec une évidence manifeste, la plupart des dispositions qu'ils ont décrites. Mais nombreux sont les cas indécis, rebelles à une conclusion sans conteste [1]. Le jugement définitif appartient donc à l'avenir; ne perdons pas de vue pourtant que le mécanisme de la

[1] Tel est l'*Ascaris megalocephala*, où l'on pouvait cependant s'attendre à trouver des dispositions d'une clarté remarquable, en raison du petit nombre des chromosomes.

réduction, quelqu'intéressant qu'il soit, l'est moins que son résultat final ; or, celui-ci n'est plus sujet à discussion ; depuis qu'Ed. von Beneden l'a découvert, on l'a retrouvé partout où il a été étudié, tant chez les animaux que chez les végétaux. Un fait aussi général doit avoir une signification profonde ; il ne peut être que l'expression d'une loi de haute portée biologique et ses conséquences doivent être capitales. Elles vont ressortir clairement des aspects morphologiques de la fécondation que nous allons passer en revue.

*
* *

La fécondation, c'est-à-dire l'union d'un spermatozoïde et d'un œuf, affecte des caractères tellement identiques chez tous les êtres vivants, qu'il est possible d'en retracer les étapes essentielles sans recourir, pour la décrire, à un objet concret.

Lorsqu'un œuf est pondu, autrement dit quand il se détache de l'ovaire, il est probable que la composition chimique de son cytoplasme est toujours dans cet état que nous avons appelé, avec Fauré-Frémiet, l'équilibre de maturation ; cela ne signifie pas qu'il soit complètement *mûr*, en ce sens qu'il peut n'avoir pas encore expulsé ses deux globules polaires. En fait on constate, selon les cas, toutes les nuances : ou il n'y a aucun globule polaire formé, ou il n'y en a qu'un, ou enfin ils le sont tous les deux. L'œuf d'Astérie, par exemple, a encore sa vésicule germinative intacte quand il est expulsé des voies maternelles, mais sous l'influence du milieu nouveau, l'eau de mer, dans lequel il se trouve placé, il subit rapidement ses divisions de maturation ; par contre l'œuf

d'Oursin est complètement mûr au moment de la ponte. Très souvent, on pourrait même dire le plus souvent, l'achèvement de la maturation ne se fait qu'après la fécondation, et, par conséquent, sous l'influence des conditions nouvelles créées par l'entrée du spermatozoïde.

L'existence même de ces variations, le fait que l'élément mâle peut pénétrer dans un œuf à divers degrés de sa maturation nucléaire, et que le simple contact de l'eau de mer est capable de la provoquer, autorisent à conclure que l'expulsion des globules polaires, même quand elle est consécutive à la fécondation, n'en est pas un des « actes » véritables. Il faut évidemment, pour qu'elle se fasse, que quelque chose intervienne, facteur inconnu n'ayant que des relations pour ainsi dire accidentelles avec les changements que le spermatozoïde produit dans l'œuf ; nous aurons d'ailleurs à revenir sur ce point.

Nous choisirons pour appuyer notre description de la morphologie de la fécondation le cas le plus habituel où, au moment de l'entrée du spermatozoïde, l'œuf a expulsé son premier globule polaire et s'est arrêté dans une phase préparatoire au rejet du second. Le filament spermatique qui nageait dans le liquide ambiant, traverse les membranes de l'œuf, généralement en un point quelconque, parfois aussi par un orifice préformé, le *micropyle*. Dès qu'il arrive au contact du cytoplasme, il y pénètre tout entier, la tête en avant ; il y a probablement des espèces dans lesquelles la queue se détache et reste au dehors. Immédiatement après, l'œuf est parcouru par une onde de contraction, partant de son pôle supérieur ; il se rétracte, et ce faisant, expulse un peu de liquide (périvitellin) qui vient s'insinuer entre la surface corticale du cytoplasme et la couche la plus interne des membranes

ovulaires. L'œuf nage donc, dès ce moment, dans un liquide dont il a formé la plus grande partie, mais à laquelle s'ajoute souvent (Echinodermes) de l'eau provenant du milieu extérieur. Ces constatations, qui n'avaient pas échappé aux anciens embryologistes, se font aisément sur l'œuf d'Oursin, et la formation de la célèbre « membrane de fécondation » à laquelle Lœb a attaché tant d'importance, n'est que l'expression, dans un cas spécial, du fait que nous venons de rappeler.

A ce moment, la seconde division de maturation s'achève ; tout le monde connaît les discussions qui se sont élevées, il y a quelques années surtout, au sujet de la présence ou non d'un centrosome ovulaire actif, jouant, dans cette division, le rôle que ce corpuscule joue normalement dans toute cytodiérèse. En réalité, il y a des œufs dans lesquels, pendant les divisions de maturation, le cytoplasme est fortement irradié autour d'un centre situé non loin du pôle ovulaire de la mitose ; de nombreux auteurs en ont donné des figures qui ne laissent prise à aucun doute (fig. 14) (Kostanecki, Conklin, Vander Stricht, K. Bonnevie). Par contre, il en est d'autres, les œufs d'Amphibiens par exemple, où on n'observe rien de semblable, et entre ces extrêmes il existe de nombreux intermédiaires.

Quoi qu'il en soit d'ailleurs, la mitose terminée, les chromosomes de l'œuf se rassemblent pour reconstituer un petit noyau vésiculeux, le *pronucleus femelle* (Ed. Van Beneden), en même temps que l'irradiation cytoplasmique — quand elle existait — s'estompe progressivement et disparaît bientôt complètement. A ce stade il n'existe aucun cas bien typique où l'on ait pu déceler la présence d'un centrosome ovulaire (Cf. fig. 14 et 17).

A mesure que se produisent ces transformations et notamment quand s'évanouit l'*aster* (irradiation) ovulaire, le spermatozoïde, logé jusqu'alors dans un coin quelconque du cytoplasme de l'œuf, manifeste des signes d'activité : sa queue se détache et sa tête pivote de telle

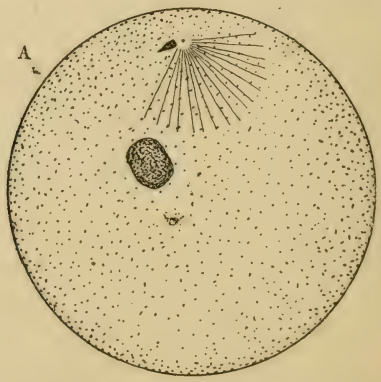

Fig. 17. — A, B, C. Trois stades principaux de la fécondation chez l'oursin. Stade A.
(D'après Kostanecki; tiré de Godlewski, 1913.)

sorte que sa base regarde vers le centre. Bientôt, d'un point correspondant à la région du col, part une irradiation astérienne, centrée autour d'un petit corpuscule qu'on peut considérer à bon droit comme étant le centrosome proximal du spermatozoïde. L'irradiation s'étend rapidement et envahit l'œuf tout entier ; en même temps son centrosome se déplace et vient occuper le centre d'équilibre du cytoplasme ovulaire ; il entraîne dans ce mouvement le noyau spermatique, gonflé maintenant en une petite vésicule qu'on appelle le *pronucleus mâle* (Ed. Van Beneden).

L'irradiation du cytoplasme autour du centrosome mâle constitue, avec le pronucleus mâle, tout un ensemble que nous désignerons sous le nom d'*énergide spermatique* (Brachet, 1910) et qui traduit à nos yeux, si on nous permet cette image, une véritable prise de possession de l'œuf par le spermatozoïde ; nous y reviendrons dans la suite.

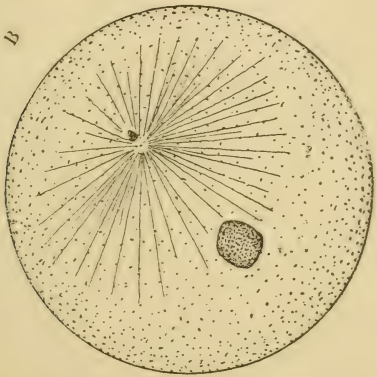

Fig 17 *bis*. — Stade B.

Le centre de l'énergide est donc, comme nous le disions plus haut, le centre d'équilibre de l'œuf ; il correspond, dans les œufs où le deutoplasme fait défaut ou est peu abondant, au centre réel ; dans tous les œufs télolécithiques, il occupe un point de l'hémisphère supérieur d'autant plus rapproché du pôle que la quantité de deutoplasme est plus grande,

Pendant que l'énergide spermatique s'achève, le pronucleus femelle quitte la surface de l'œuf et se dirige vers le centre, comme attiré par lui ; il y rencontre le pronu-

cleus mâle, s'y accole étroitement et parfois même se fusionne complètement à lui : ainsi se trouve réalisée la *copulation des pronuclei* (fig. 14 et 17).

Chacun d'eux, par le nombre de chromosomes qui est entré dans sa constitution, n'est, rappelons-le, qu'un

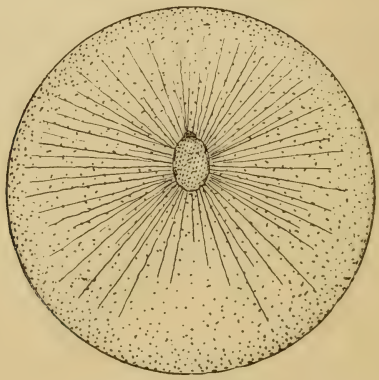

Fig. 17 *ter*. — Stade C.

demi-noyau. Grâce à la fécondation, la formule chromosomiale normale de l'espèce étudiée se trouve rétablie.

Dès ce moment, on peut considérer que, morphologiquement, la fécondation est terminée ; le développement de l'œuf va commencer immédiatement, la première phase étant la *segmentation*. Nous allons en esquisser rapidement les traits les plus caractéristiques.

Après la copulation des pronuclei, les irradiations cytoplasmiques de l'énergide spermatique disparaissent peu à peu et le corpuscule qui en occupait le centre (centrosome) se divise en deux ; les deux moitiés s'écartant

l'une de l'autre viennent se placer aux pôles opposés du noyau, dans un plan perpendiculaire à l'axe de l'œuf (voir fig. 14). Autour d'eux, et tandis qu'ils continuent de se repousser, le cytoplasme recommence à s'irradier formant ainsi deux nouvelles énergides qui accaparent, respectivement, les deux moitiés de l'œuf (pages 63-64).

Le noyau, sur ces entrefaites, a passé par tous les stades préparatoires de la mitose ; les chromosomes, provenant en nombre égal des deux pronuclei, se sont rangés en une plaque équatoriale, puis fendus en long ; les deux moitiés, attirées par les centrosomes opposés, se répartissent dans les deux énergides, en se rapprochant progressivement de leur centre. Un cloisonnement cellulaire apparaît enfin dans le plan de contact entre les deux énergides et l'œuf se trouve divisé en deux cellules, auxquelles on donne habituellement le nom de *blastomères*. Ceux-ci devenant à leur tour le siège de processus identiques, il s'en formera bientôt quatre, qui se diviseront eux-mêmes en 8, puis en 16, 32, etc. (fig. 18). L'œuf, dont le volume n'a pas augmenté, se trouve découpé maintenant en un nombre de plus en plus grand de blastomères, et les saillies convexes que ceux-ci font vers l'extérieur donnent à l'ensemble un aspect mûriforme : c'est le stade *morula*.

Les blastomères continuant à se segmenter, leur volume se réduit progressivement ; un liquide apparaît entre eux qui les écarte et les refoule vers la périphérie où ils se rangent en une couche continue, limitant l'espace où ce liquide s'est accumulé. La morula est devenue alors une petite vésicule close, appelée *blastula*[1] (fig. 18),

[1] Nous ne disons de ces processus que ce qui est utile pour la

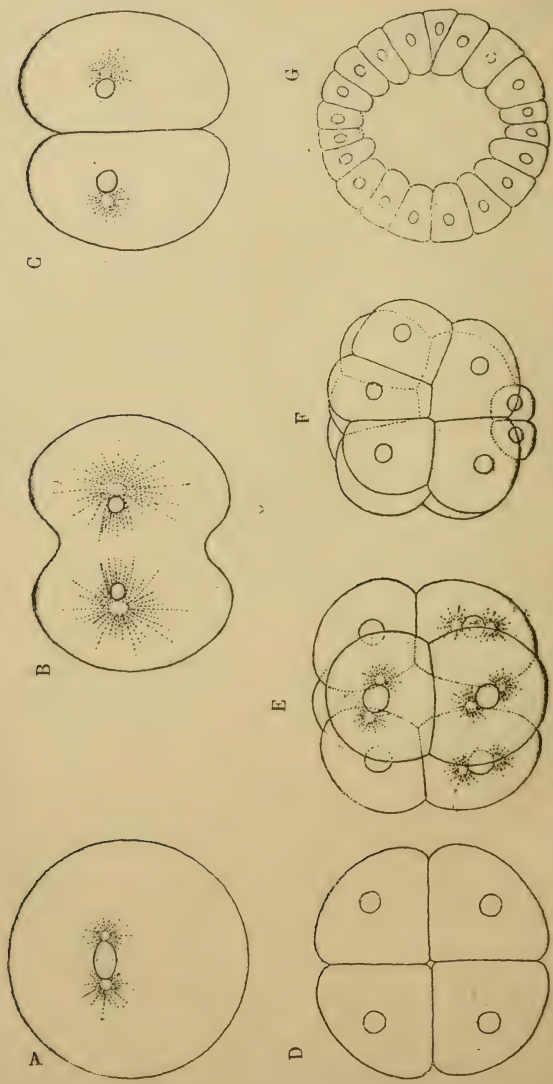

Fig. 18. — A, B, C, D, E, F, G. La segmentation chez l'oursin *Tozopneustes* ; division en 2, 4, 8, 16 blastomères, morula, blastula. (D'après Edm.-B. Wilson.)

et qui est le premier stade embryonnaire vraiment caractéristique ; grâce aux transformations qui s'y produiront, les régions et les organes de l'embryon s'édifieront peu à peu. Leur description, même sommaire, sortirait du plan de cet ouvrage.

*
* *

Il est bien évident que les faits d'ordre descriptif que nous venons de passer en revue soulèvent plus de problèmes qu'ils n'en résolvent. Nous savons maintenant qu'arrivé au terme de sa croissance, l'œuf est inerte et incapable de se développer, mais que sitôt la fécondation accomplie, l'ontogénèse d'un nouvel organisme est mise en marche. Nous savons aussi que l'œuf et le spermatozoïde, au cours de leur formation, passent par une série d'étapes, véritable préparation aux futures fonctions qu'ils exerceront. Enfin nous avons vu que le déroulement de ces processus se traduit par des aspects morphologiques variés que les cytologistes modernes nous ont fait minutieusement connaître.

Combien ces acquisitions, si précieuses soient-elles, sont loin de satisfaire l'esprit scientifique ! Une analyse plus fouillée s'impose, mais avant de la tenter un classement des faits ne sera pas inutile.

Dans le problème complexe qu'il nous faut essayer de résoudre, nous chercherons tout d'abord à savoir quelles sont les propriétés intimes de l'œuf mûr et du spermatozoïde, quels changements leur fait subir l'acte de la

suite de notre exposé. Il ne faudrait cependant pas croire que les choses se passent toujours aussi simplement.

fécondation et quelles causes font qu'une ontogénèse, dominée par des lois très fixes, succède immédiatement à l'accomplissement de cet acte. D'autre part, il importe de connaître aussi la raison d'être et le déterminisme des modifications successives dont le microscope nous a dévoilé l'existence pendant la maturation des produits sexuels et la fécondation. L'étude du premier groupe fera la matière des chapitres suivants et nous consacrerons la fin de celui-ci à l'examen du second.

Il ne faut pas se dissimuler que, dans l'état actuel de nos connaissances, bon nombre de manifestations échappent encore à l'analyse causale ; laissant volontairement de côté la discussion des théories stériles sur la « nécessité » d'une réduction chromatique, sur le « but » d'une disjonction en œufs et en spermatozoïdes, nous concentrerons notre attention sur l'étude de quelques points bien définis que nous envisagerons à la lumière des découvertes positives les plus récentes ; ce sont : les causes de la monospermie, l'origine et les propriétés de l'énergide spermatique, les facteurs qui provoquent et ceux qui permettent la copulation des pronuclei. Ce n'est que plus tard, à la fin du chapitre V, qu'il nous sera possible d'esquisser une interprétation plausible de l'expulsion d'une moitié des chromosomes, lors de la première division de maturation.

En ce qui concerne la *monospermie*, il n'est pas superflu de bien préciser la façon dont la question se pose à l'observateur. Il est exact que, dans la majorité des cas, il ne pénètre jamais dans l'œuf qu'un seul spermatozoïde ; la polyspermie, quand elle apparaît, résulte de circonstances anormales ou d'une intervention expérimentale. Toutefois, il y a des exceptions à cette règle, et on les observe spé-

cialement dans les œufs à réserves deutoplasmiques abondantes : les Insectes (Henking), les Sélaciens (Rückert), les Amphibiens urodèles (Fick, Braus, Michaelis), les Reptiles (Oppel, Nicolas), les Oiseaux (Patterson). Seulement, cette polyspermie « physiologique » n'aboutit jamais à une polyfécondation véritable ; un seul spermatozoïde, en effet, accomplit tous les actes de la fécondation, les autres ne jouant qu'un rôle accessoire ou même nul ; en conséquence, l'embryon qui se forme aux dépens du germe est toujours monospermique dans toutes ses parties. Nous verrons plus tard, d'ailleurs, que cette condition est absolument indispensable pour qu'un développement puisse se poursuivre normalement jusqu'au bout et nous en dirons alors les motifs.

En somme, ce qu'il faut rechercher en ce moment, c'est : 1° pourquoi il ne pénètre dans l'œuf qu'un seul spermatozoïde, et pourquoi, quand il en pénètre plusieurs, la polyspermie est limitée ; 2° pourquoi, dans la polyspermie physiologique, un seul spermatozoïde assume, à lui seul, toutes les charges de la fécondation effective. Nous allons examiner successivement ces deux points.

A. — Dans les œufs qui possèdent un *micropyle*, c'est-à dire un étroit couloir ménagé dans des enveloppes imperméables partout ailleurs, il semble que l'explication soit simple : le premier spermatozoïde qui entre dans le couloir le bouche, et le gonflement des membranes aidant, l'obturation devient bientôt définitive. Dans cette interprétation, l'obstacle à la polyspermie serait d'ordre purement mécanique ; mais elle n'a qu'une valeur très relative car chez l'Oursin, par exemple, où la gangue mu-

queuse qui entoure l'œuf est traversée par un étroit canal micropylaire, les deux fragments d'un œuf mérotomisé [1] sont susceptibles d'être fécondés chacun par un seul spermatozoïde (Delage) ; en outre cette explication n'est pas susceptible de généralisation, car un grand nombre d'œufs, sinon la plupart, sont totalement dépourvus de micropyle ; le spermatozoïde peut pénétrer par un endroit quelconque sous cette restriction pourtant, que dans les œufs trop chargés de deutoplasme et ayant, par conséquent, leurs deux pôles fortement différenciés, la zone la plus riche en protoplasme attire seule les spermatozoïdes.

L'existence d'un micropyle ne suffit donc pas à expliquer la monospermie et il faut chercher ailleurs.

On a invoqué (O. et R. Hertwig) la rétraction de l'œuf et l'expulsion du liquide périvitellin qui lui succède. Les narcotiques, en effet, en ralentissant les réactions du cytoplasme ovulaire, rendent capables de polyspermie des œufs qui ne le sont normalement pas (Echinodermes). Bataillon assigne même au liquide périvitellin des propriétés agglutinantes, grâce auxquelles les spermatozoïdes surnuméraires qui auraient traversé les enveloppes seraient immobilisés avant d'avoir pu pénétrer dans le cytoplasme de l'œuf.

Cette interprétation, reposant sur des faits d'observation, rend compréhensible la monospermie normale dans les petits œufs et dans ceux où l'onde de contraction est

[1] La mérotomie, appliquée d'abord aux Protozoaires, consiste, d'une façon générale, à couper une cellule en deux morceaux, dont l'un contient le noyau, l'autre étant exclusivement formé de cytoplasme.

suffisamment rapide [1]. Elle explique également la réalisation d'une polyspermie expérimentale dans ces mêmes œufs, par l'un quelconque des procédés courants : traitement par des anesthésiques, abaissement de la température ambiante, immersion dans du sperme très concentré favorisant l'arrivée simultanée, ou presque, de plusieurs spermatozoïdes à la surface de l'œuf. Elle permet, enfin, d'attribuer comme cause principale à la polyspermie physiologique, la longueur du trajet que doit parcourir l'onde de contraction partie du pôle supérieur (Sélaciens, Reptiles, Oiseaux, Insectes) ou la lenteur de sa transmission (Amphibiens urodèles ?). Pendant sa propagation même vers l'équateur et au delà, un certain nombre de spermatozoïdes trouveront encore le temps de pénétrer dans les parties de l'œuf distantes de son point d'origine. Les observations de Rückert et de Nicolas concordent très bien avec cette manière de voir et tendent même à la justifier.

Pourtant cet ensemble de faits, quelqu'imposant qu'il soit, ne serre pas d'assez près la question. En effet, si le facteur qui vient d'être invoqué était seul en cause, rien n'empêcherait les spermatozoïdes nageant dans le liquide ambiant de pénétrer en masses dans un œuf déjà fécondé qu'on aurait libéré, au moins partiellement, de ses enveloppes, permettant ainsi l'écoulement du liquide périvitellin. Or, il n'en est rien ; Delage a montré, et de nombreux auteurs l'ont confirmé (Ed.-B. Wilson, 1904, etc.), que si on coupe en deux un œuf fécondé d'Echinoderme, opération qui entraîne fatalement la déchirure de la membrane, les fragments ainsi obtenus, mis au contact du

[1] Rappelons que cette onde part du pôle supérieur de l'œuf.

sperme, ne se laissent pénétrer par aucun spermatozoïde ; ceux-ci, par contre, entrent parfaitement si on expérimente sur un œuf vierge.

Une modification est donc survenue après la fécondation dans le cytoplasme ovulaire qui est désormais réfractaire à la polyspermie, tout au moins pendant un temps appréciable.

Cette notion s'est précisée encore à la suite d'observations sur des œufs de grenouille (*Rana fusca*) rendus expérimentalement polyspermiques (Brachet, 1910, Herlant, 1911). Ceci se réalise des plus simplement par la fécondation artificielle de ces œufs avec du sperme très concentré ; l'avantage de ce procédé, qui ne met en œuvre aucun agent chimique, est de ne pas altérer le cytoplasme et d'éliminer, par suite, de nombreuses causes d'erreur.

Ainsi obtenue la polyspermie affecte, chez *Rana fusca*, une allure très particulière qui en fait un précieux moyen d'analyse de la fécondation ; nous l'utiliserons largement dans la suite de notre exposé, nous bornant pour le moment à résumer brièvement les faits directement en rapport avec les questions traitées dans ce chapitre.

C'est simultanément — ou à peu près — que deux ou plusieurs spermatozoïdes pénètrent dans l'œuf en des points divers de l'hémisphère supérieur [1]. Leurs têtes prennent très vite l'aspect et la forme de pronuclei, en même temps que leurs centrosomes [2] entrent en activité. Dès ce moment, chaque centrosome spermatique, accolé à son pronucleus, oriente autour de lui, en l'irradiant,

[1] Il faut, pour que l'étude soit commode et sûre, que leur nombre ne soit pas sensiblement supérieur à dix.

[2] Voir au sujet de l'emploi de ce mot, les réserves faites page 99.

la plus grande quantité possible du cytoplasme. En d'autres termes, on voit s'édifier dans la partie de l'œuf riche en protoplasme, située entre l'équateur et le pôle supérieur, autant *d'énergides spermatiques* qu'il est entré

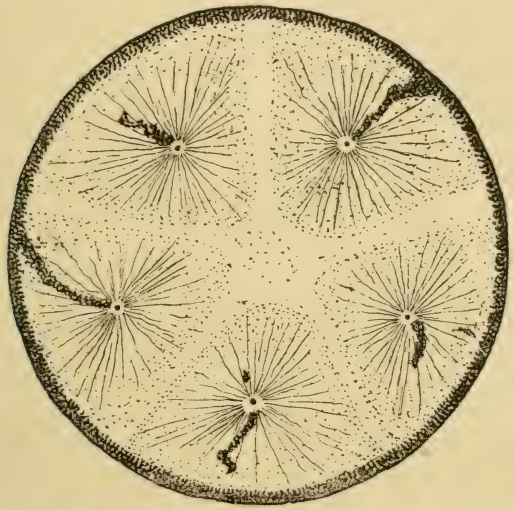

Fig. 19. — Œuf polyspermique de *Rana fusca*, montrant en coupe cinq énergides spermatiques.
(D'après A. Brachet.)

de spermatozoïdes (fig. 19). Or l'observation prouve avec une incontestable évidence, que le mécanisme qui détermine l'apparition de ces énergides est en tout point analogue à celui qui provoque l'édification de l'énergide unique de la monospermie normale ; elle démontre encore que ces énergides, loin de se pénétrer les unes les autres, constituent, une fois leur complet développement

atteint, autant de systèmes autonomes, délimités par d'étroites zones neutres ; ils se partagent toute la partie de l'œuf où le protoplasme est assez abondant pour que son irradiation soit visible au microscope (fig. 19 et 22) ; on peut constater enfin que pendant la formation des énergides, il semble que les corpuscules qui en occupent le centre se repoussent à la manière des pôles de même nom d'un aimant. Ces interactions aboutissent à un état

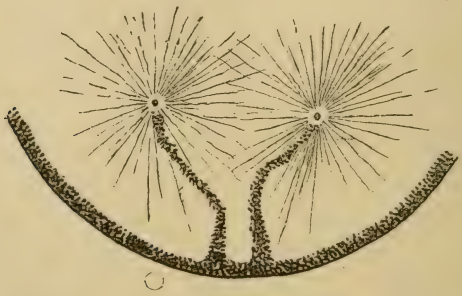

Fig 20. — Œuf polyspermique de *Rana fusca*, montrant deux énergides spermatiques en voie de formation et qui se repoussent. Chaque pronucleus est au bout d'une traînée spermatique pigmentée.

(D'après A. Brachet.)

d'équilibre qui se maintient jusqu'au moment de la segmentation (Comparer fig. 19 et 20).

Si on fait abstraction des cas tout à fait exceptionnels de polyspermie forte, où deux spermatozoïdes ont pénétré à la suite l'un de l'autre par le même point de la surface de l'œuf, nous pouvons conclure de la description ci-dessus, qu'il n'y a jamais qu'un seul centrosome et un seul pronucleus mâle au centre de chaque énergide. *Celles-ci sont donc impénétrables pour des spermatozoïdes nou-*

veaux, et cette propriété nous explique pourquoi la polyspermie expérimentale atteint très vite, dans chaque œuf, une limite qui ne peut plus être franchie. Or, l'énergide unique de la monospermie normale est absolument identique dans son origine, sa constitution et son aspect aux énergides multiples de la polyspermie. On peut donc dire que dès qu'elle s'est édifiée, ou même déjà pendant qu'elle s'ébauche, aucun spermatozoïde supplémentaire n'entrera plus dans l'œuf. Dans la fécondation habituelle, le sperme étant très dilué, un spermatozoïde a le temps d'exercer une action suffisante avant qu'un second ne soit à même de venir lui disputer le terrain.

Il ne faut cependant pas perdre de vue, que la « prise de possession » du cytoplasme de l'œuf par un spermatozoïde nécessite toujours un certain temps, qui atteint même plusieurs minutes dans l'œuf volumineux de la grenouille. Il s'ensuit que si le facteur que nous venons d'invoquer agissait seul, la polyspermie, même dans les pontes naturelles, devrait être très fréquente ; or elle est, au contraire, extrêmement rare, ce qui tend à prouver que le liquide périvitellin, dont nous avons parlé plus haut, joue un rôle qui n'est nullement négligeable. Agglutine-t-il les spermatozoïdes comme le croit Bataillon? Ce n'est pas certain ; et en admettant même cette action agglutinante, le résultat en est-il, à coup sûr, immédiat? Plusieurs auteurs, en effet, sur des objets divers, ont vu dans ce liquide des éléments spermatiques manifestement vivants, bien qu'agités seulement de mouvements lents et paresseux ; en supposant qu'ils soient simplement gênés par la viscosité du liquide, le retard qu'ils subissent de ce chef serait peut-être suffisant pour permettre au spermatozoïde arrivé le premier, sans entraves, de s'entourer de

son énergide ; dès lors ce privilégié restera seul dans l'œuf jusqu'au moment où commencera la segmentation.

L'intervention commune de deux facteurs pour assurer la monospermie, ou ce qui revient au même, pour limiter la polyspermie, se dégage donc avec une clarté suffisante ; elle rend compréhensible, en outre, certains résultats expérimentaux dont l'interprétation serait difficile sans elle. C'est d'abord l'observation de Delage (1899-1901), déjà signalée plus haut : les deux fragments provenant de la mérotomie d'un œuf fécondé sont, en réalité, deux morceaux d'énergides et en ont les propriétés ; des spermatozoïdes pourront arriver à leur contact, mais ils n'y pénétreront plus. C'est ensuite une observation de J. Bury qui constate que des œufs d'*Echinus*, soumis à une température de 0° environ, 30 à 40 minutes après la fécondation normale, deviennent consécutivement polyspermiques, en ce sens qu'à leur sortie du réfrigérant, on trouve des spermatozoïdes supplémentaires dans les couches corticales du cytoplasme. Très vraisemblablement, dans ce cas, l'énergide spermatique, bien délimitée au moment de la mise à la glacière, s'est atténuée ou effacée sous l'influence du froid, rendant ainsi l'œuf perméable aux éléments spermatiques qui, lentement, sont venus au contact de sa surface. Ce sont, enfin, les expériences de C. Herbst (1909-1912) et de Hinderer (1914), qui ont montré, qu'après un début de parthénogénèse par un acide dans l'œuf d'Oursin, la pénétration d'un spermatozoïde y est encore possible [1]. Nous verrons plus tard que l'énergide

[1] Il importe de noter que ce spermatozoïde est d'une autre espèce que l'œuf. Dans les expériences de Herbst et de Hinderer, il s'agit en réalité d'un début de parthénogénèse, suivi d'une fécondation *croisée*.

« femelle » produite dans cet œuf par l'action exclusive d'un acide, disparaît toujours à un moment donné et il y a tout lieu de croire qu'une fécondation effective ne devient réalisable qu'après cette disparition même [1].

Nous savons donc maintenant avec une exactitude assez satisfaisante, pourquoi les spermatozoïdes ne pénètrent pas en nombre indéfini dans un œuf. Qu'on se garde bien ici de tomber dans l'erreur — si fréquente en biologie — qui consisterait à voir, dans les mécanismes dont nous avons reconnu l'existence, l'expression d'une « adaptation » spéciale ou d'une « défense » de l'œuf contre une polyspermie qui lui serait fatale. En réalité, la contraction et l'élimination d'un fluide vitellin sont, comme le démontrera le prochain chapitre, une réaction banale ou plutôt générale de l'œuf mûr vis-à-vis des excitants susceptibles d'agir sur lui ; on la retrouve identique dans la parthénogénèse expérimentale où la polyspermie n'est pourtant pas à redouter ; bien mieux, elle existe même chez les Protozoaires au moment de leur conjugaison (Cf. Henneguy, 1896). Si elle a pour résultat d'arrêter ou de retarder de façon appréciable les spermatozoïdes qui pourraient suivre le premier arrivé, c'est fort utile sans doute, mais ce n'en est pas moins une conséquence accidentelle et accessoire en regard de la signification biologique véritable de la réaction elle-même.

L'énergide spermatique est d'ailleurs passible de remarques semblables. Nous verrons plus tard que, selon

[1] Des recherches spéciales faites dans le but de nous assurer si cette interprétation est exacte, l'ont confirmée, mais en faisant connaître un certain nombre de faits nouveaux et fort intéressants dont nous n'avons pas encore pu achever l'étude (V. *C. R. Acad. Sc. de Paris*, septembre 1915).

toute probabilité, elle est la manifestation tangible de changements dans l'état physique du cytoplasme ovulaire. Si ces modifications ont, entre autres conséquences, celle de rendre le cytoplasme réfractaire à la pénétration de spermatozoïdes supplémentaires, il faut voir dans ce résultat non pas un « but » mais un heureux effet, tout fortuit, de ces actions puissantes capables de déclancher une ontogénèse.

B. — Ces développements étant donnés, nous allons comprendre maintenant pourquoi, dans la polyspermie physiologique, un seul spermatozoïde est fécondant au sens complet du mot. Il serait inopportun, dans l'état présent de nos connaissances, de poursuivre cette étude dans d'autres groupes que les Sélaciens, les Reptiles ou les Oiseaux et les faits sont si analogues dans ces trois cas qu'une description unique suffira. Quant aux Amphibiens urodèles, aux Insectes et aux Bryozaires (K. Bonnevie) chez qui il existe également une polyspermie normale, les uns ne présentent qu'un intérêt médiocre et les autres nous sont encore insuffisamment connus.

Les œufs des Sélaciens, comme ceux des Reptiles et des Oiseaux, sont très volumineux ; le deutoplasme, extrêmement abondant, en occupe la plus grande partie et le protoplasme actif, encore mélangé d'ailleurs de plaquettes et de grains nutritifs, est accumulé dans la région du pôle supérieur, sous forme d'un petit *disque embryonnaire*. Celui-ci, par sa face profonde et le long de son bord se continue par des transitions assez brusques avec le deutoplasme presque pur qui compose le reste de l'œuf.

Tous ces gros œufs offrent des particularités intéres-

santes au point de vue embryologique ; les processus ontogénétiques, y compris la pénétration des spermatozoïdes, sont localisés exclusivement dans le disque embryonnaire. Lui seul se segmente, lui seul formera l'embryon proprement dit ; aussi la segmentation est-elle dite *partielle*. La masse énorme de deutoplasme restée indivise, sera peu à peu résorbée et utilisée, au cours du développement de l'embryon, grâce à l'intermédiaire de la couche de transition dont nous parlions plus haut ; celle-ci, tout en restant également indivise, est parsemée de gros noyaux irréguliers et bourgeonnants. On lui donne le nom de *syncytium vitellin* et les noyaux s'appellent généralement *noyaux mérocytiques*. Le syncytium vitellin assumera les fonctions d'un véritable organe de digestion, transformant les réserves deutoplasmiques et permettant leur assimilation par les cellules de l'embryon.

D'où viennent les noyaux mérocytiques ? La participation du noyau des blastomères dans leur constitution n'est aujourd'hui plus douteuse. Mais chez les Sélaciens tout au moins, ainsi que l'ont établi les recherches de Rückert, une partie d'entre eux provient en outre, sans conteste, des têtes des spermatozoïdes accessoires. Ceux-ci, exclus du germe proprement dit, participeraient donc, dans l'embryogénèse des Sélaciens, à la nutrition de l'embryon. Voici, succinctement résumée, la suite des processus.

Au moment où l'œuf est fécondé, un premier spermatozoïde touche la surface du disque embryonnaire et pénètre dans son cytoplasme ; l'onde de contraction commence immédiatement dans ce disque, se propageant excentriquement vers la périphérie ; mais cette onde devant parcourir dans tous les sens une étendue de plusieurs

millimètres, n'a pas le temps de s'achever sans que d'autres spermatozoïdes n'aient réussi à pénétrer ; la polyspermie se trouve ainsi réalisée.

Tous ces spermatozoïdes se comportent comme ceux que nous avons étudiés dans la polyspermie expérimentale chez la grenouille : leurs têtes se transforment en pronuclei et le cytoplasme s'irradie autour de leurs centrosomes ; en un mot ils édifient des énergides spermatiques. Il est clair que le spermatozoïde qui, entré le premier, est arrivé avant tout autre dans la partie centrale du disque, se trouve dans des conditions exceptionnellement favorables : plongé dans du protoplasme presque pur, il peut s'y délimiter une énergide puissante qui, en vertu de la loi de répulsion énoncée plus haut, refoulera toutes les autres vers la périphérie du disque embryonnaire. Elles trouveront là du protoplasme de plus en plus encombré de réserves nutritives et, par suite, de moins en moins apte à réagir ; ce protoplasme n'étant plus capable que de former du syncytium vitellin, les pronuclei qui s'y trouvent logés n'auront d'autre alternative que de se transformer en noyaux mérocytiques. Pendant ce temps, dans l'énergide centrale, la copulation des pronuclei mâle et femelle s'est effectuée et la segmentation a débuté.

Chez les Reptiles, les recherches de Oppel et celles, très soigneuses, de Nicolas, permettent de conclure que les choses se passent essentiellement comme chez les Sélaciens (fig. 21), seulement la destinée finale des noyaux spermatiques reste encore obscure. Il en est de même chez les Oiseaux.

La polyspermie physiologique est donc un simple accident qui, grâce à la composition des œufs où elle se produit et aux propriétés des énergides spermatiques, n'a

aucune influence sur la fécondation proprement dite et ne modifie en rien le développement de l'embryon.

L'importance considérable que nous avons attribuée à l'énergide spermatique, dans les pages qui précèdent,

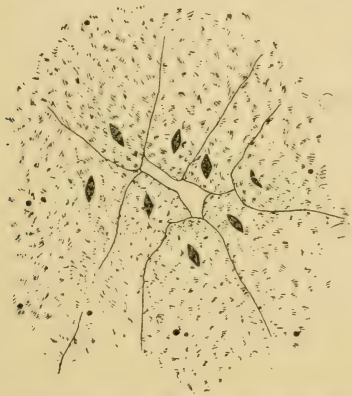

Fig. 21. — Disque germinatif d'un œuf de Reptile en segmentation vu de face. Au centre, les noyaux de segmentation en mitose ; à la périphérie les noyaux spermatiques accessoires sont représentés par des points noirs. (D'après A. Nicolas.)

nous oblige à étudier d'un peu plus près sa constitution.

Morphologiquement elle apparaît comme un *aster*, c'est-à-dire une irradiation du protoplasme centrée sur un corpuscule souvent bien visible, accolé au pronucleus mâle. Elle est donc, par sa structure, tout à fait analogue aux asters qui apparaissent à chaque division cellulaire. Mais elle en diffère néanmoins beaucoup par sa signification ; l'énergide spermatique est un *aster de fécondation* et nullement de *division*.

Il va de soi, néanmoins, que l'origine d'un aster, quel qu'il soit, soulève les mêmes questions de cytologie générale. Nous nous sommes borné à dire au cours de notre exposé que le cytoplasme s'irradie et ce mot rend bien l'aspect de l'image observée sous le microscope. Les histologistes ont longuement discuté sur la nature de cette irradiation : s'agit-il de la formation de véritables fibres, ou d'une orientation radiaire des trabécules dont le protoplasme, selon certains, serait composé ? Les rayons ne sont-ils pas plutôt l'expression de courants plasmatiques ou de lignes de force analogues à celles que l'aimant trace dans la limaille de fer ; ou encore ne sont-ils pas dus à une coagulation des colloïdes du cytoplasme, partie d'un centre et s'irradiant dans tous les sens ?

Nous renvoyons pour l'examen critique et la réponse qu'il convient de faire à ces questions, aux livres de Henneguy et de Delage, et aussi à l'article plus récent et très richement documenté que Prenant (1910) y a consacré. Personnellement nous sommes aussi d'avis, qu'il faut abandonner l'idée de fibres ou de filaments réels comme n'étant qu'une illusion créée par les réactifs de laboratoire, et nous nous rallions plus volontiers à la dernière des éventualités énumérées ci-dessus. Les recherches modernes mettent de plus en plus en lumière le rôle capital que jouent les colloïdes dans la vie des cellules et des organismes ; presque tous les cytologistes admettent aujourd'hui que le protoplasme pur, c'est-à-dire indifférencié n'a pas une « structure », mais est un mélange de substances dont beaucoup, sinon la plupart, sont en état de suspension colloïdale ; l'apparition et la disparition rythmique des asters s'expliquerait aisément par des coagulations et des liquéfactions de colloïdes, tandis qu'on a

peine à comprendre que de véritables fibres puissent se former, puis s'évanouir pour apparaître à nouveau, et ainsi de suite.

Si nous abordons maintenant la question des centrosomes, nous nous heurtons d'emblée à de nouvelles controverses. D'où vient ce petit corpuscule vers lequel convergent les rayons? Il apparaît toujours à la base de la tête du spermatozoïde, à l'insertion du col, c'est-à-dire au point où était venu se placer l'un des grains dérivés du centrosome de la spermatide.

Depuis les recherches classiques d'Ed. Van Beneden (1883-1887) et de Boveri (1887-1902), la plupart des auteurs ont admis que c'était effectivement ce grain qui devenait le centrosome de l'énergide spermatique et qui donnait, par conséquent, les centrosomes des mitoses de segmentation.

Ces faits ont fourni les bases de la théorie du centrosome considéré comme organe permanent de la cellule et ont autorisé Boveri à dire que, dans la fécondation, l'acte essentiel est l'apport, par le spermatozoïde, d'un centrosome mâle à l'œuf qui en est dépourvu.

Nous ne songeons nullement à contester l'importance de ces observations. Nous avons nous-même admis [1] que dans l'œuf de *Rana fusca*, les centrosomes des énergides spermatiques dérivaient de ceux des spermatozoïdes et nous avons maintenu depuis cette manière de voir. Nous pensons pourtant qu'on aurait tort de passer sous silence une série de faits que la méthode expérimentale, appliquée à la cytologie, a mis en vedette.

[1] En raisonnant par analogie, plutôt qu'à la suite d'observations directes.

On sait depuis longtemps (Ed.-B. Wilson (1901), T.-H. Morgan (1896) et bien d'autres) que certains agents, tels que les solutions hypertoniques, l'éther, etc., provoquent la formation, dans l'œuf vierge, d'asters plus ou moins étendus et puissants, ayant comme centre une fine granulation possédant toutes les propriétés des centrosomes. Nous reviendrons sur ce pouvoir du cytoplasme qui trouve son utilisation dans les méthodes de parthénogénèse expérimentale ; mais dès maintenant il nous fournit une indication précieuse : c'est que le pouvoir qu'acquiert le cytoplasme de s'irradier sous des influences diverses (action du spermatozoïde, agents chimiques) est plus important en soi que l'apport par la fécondation d'un corpuscule sur lequel l'irradiation se centrerait.

Les observations si intéressantes de F.-R. Lillie (1912) qui demanderaient toutefois à être reprises, viennent confirmer cette idée ; selon cet auteur, chez *Nereis*, l'œuf, dès le premier contact du spermatozoïde, expulse une masse muqueuse assez épaisse. Si au moment où la tête spermatique est partiellement engagée dans le cytoplasme on centrifuge violemment les œufs, la tête se détache du col ou même se brise en un point quelconque de son étendue ; la partie basale et le col restent au dehors dans la gangue muqueuse, mais la partie apicale continue de pénétrer dans l'œuf. Or Lillie a observé que dans pareille fécondation, effectuée par la tête seule ou par un fragment suffisamment grand de sa portion apicale, il se forme une énergide spermatique centrée sur la base du noyau spermatique ou sur sa surface de brisure, énergide qui ne diffère en rien de celle de la fécondation normale. Le centrosome d'où partent les rayons, n'est donc pas dans ces cas celui du spermatozoïde, ce dernier étant

resté au dehors ; il a dû se former *de novo*, au contact et probablement sous l'influence de la chromatine nucléaire.

On voit, et nous insistons volontiers sur ce point, que ce qui domine cet ensemble de faits, c'est l'irradiation du cytoplasme, la coagulation de ses colloïdes, rayonnant à partir du point où il a pris contact avec une substance étrangère. Nous saisissons bien là sur le vif une des réactions les plus caractéristiques de l'œuf mûr et qu'il est impossible d'obtenir avant que l'équilibre de maturation n'ait été atteint.

Une dernière question serait à solutionner : pourquoi les pronuclei mâle et femelle copulent-ils entre eux ? On a émis déjà bien des hypothèses : on a dit qu'ils s'unissaient parce qu'ils sont de sexe différent, ou parce que n'étant que des demi-noyaux, ils ont une tendance à se compléter mutuellement. C'est là évidemment se payer de mots et il nous paraît plus simple et plus rationnel d'aborder le problème à la lumière des propriétés que nous avons reconnues aux énergides. La répulsion réciproque qu'elles manifestent l'une envers l'autre nous autorise à admettre que la condition première, pour que deux pronuclei s'unissent, est que l'un des deux au moins soit dépourvu d'une énergide propre et, par suite, d'un centrosome actif (Rückert, Brachet).

La polyspermie physiologique des Sélaciens, tout comme la polyspermie expérimentale de la grenouille concourent toutes deux à démontrer cet éloignement maximum des noyaux des énergides. Or, l'observation atteste que la formation du second globule polaire, quand elle s'accompagne d'un puissant aster maternel, n'en est

pas moins suivie de sa disparition totale dès le moment où le pronucleus femelle s'est constitué.

Lors de la copulation des pronuclei il n'y a donc plus d'énergide femelle ; elle a toujours cédé la place à l'irradiation plus puissante partie du centrosome spermatique (fig. 14 et 17).

Mais en disant pourquoi les pronuclei ne se repoussent pas, nous n'expliquons pas encore pourquoi ils conjuguent. On pourrait invoquer une attraction du pronucleus femelle par le centrosome spermatique qui est juxtaposé au pronucleus mâle.

Sans être invraisemblable, cette réponse méconnaît le cas assez fréquent où les noyaux s'accouplent alors que l'énergide mâle est effacée ou sur le point de l'être. Il est plus exact et plus conforme à la réalité de considérer le phénomène qui nous occupe comme étant la manifestation d'une loi très générale, qu'on peut formuler comme suit : des noyaux ayant la valeur de pronuclei *de sexe quelconque*, plongés dans un cytoplasme commun, s'attirent mutuellement et s'unissent pour autant que leur attraction réciproque ne soit pas neutralisée par l'entrée en activité des centrosomes auxquels ils sont accolés (Brachet, 1910).

Les faits qui ont permis de dégager cette loi apparaissent avec une évidence irrécusable dans la polyspermie expérimentale de l'œuf de grenouille.

Il arrive parfois que plus de cent spermatozoïdes pénètrent en même temps dans le même œuf. On trouve alors en maints endroits des groupes de deux ou plusieurs éléments qui, entrés très près l'un de l'autre, ne sont séparés que par un étroit intervalle. Leurs têtes gonflent et prennent rapidement l'aspect de pronuclei, bien avant

que l'irradiation partant de leurs centrosomes n'ait commencé d'apparaître. On voit alors nettement les noyaux composant ces groupes se rapprocher jusqu'à se toucher

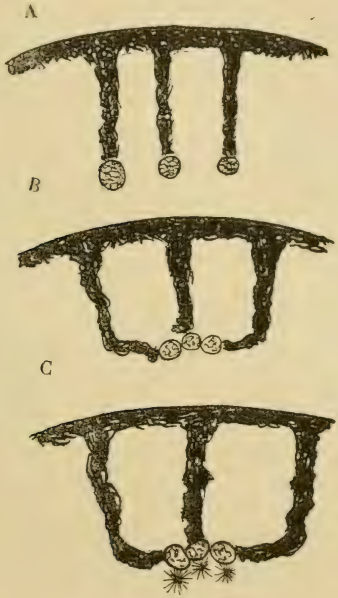

Fig. 22. — Œuf de *Rana fusca* très fortement polyspermique. A, B, C, trois stades de la copulation de trois noyaux spermatiques situés à l'extrémité de leur traînée pigmentaire.

(D'après A. Brachet.)

et même se fusionner (fig. 22). L'observation est facilitée par les traînées pigmentaires qui relient toujours les têtes spermatiques à la surface de l'œuf et qui convergent quand la conjugaison s'effectue. Ce n'est qu'à ce moment que commencent les irradiations astériennes ; celles-ci

partant des divers centrosomes collés aux polycarions [1] s'enchevêtrent de façon inextricable; des tentatives de mitoses polycentriques s'ébauchent sans pouvoir aboutir et l'issue finale est la nécrose. Peu importe, d'ailleurs, cette issue ; la constatation n'en est pas moins décisive et justifie, sans restriction, la conclusion que nous en avons tirée.

*
* *

Nous venons de parcourir, étape par étape, les aspects morphologiques de la maturation et de la fécondation ; nous avons suivi le déroulement des transformations par lesquelles passe un œuf quand, sous l'action d'un spermatozoïde, il sort de l'inertie où le figeait son état d'équilibre de maturation ; nous avons cherché à définir les mécanismes les plus importants de ces processus et à dégager les lois qui président à leur réalisation.

L'analyse que nous avons tentée n'a porté jusqu'ici que sur les manifestations les plus extérieures, c'est-à-dire les plus immédiatement accessibles de la reproduction sexuelle. Il nous faut maintenant serrer le problème de plus près encore et rechercher, en partant des mêmes points de vue et en utilisant les mêmes méthodes, quelles sont les propriétés physiologiques et ontogénétiques de l'œuf mûr et du spermatozoïde, et comment la fécondation les renforce ou les limite.

[1] Polycaryons = plusieurs noyaux accolés ou fusionnés de façon à n'en faire qu'un.

CHAPITRE III

LES PROPRIÉTÉS PHYSIOLOGIQUES ET ONTOGÉNÉTIQUES DE L'ŒUF VIERGE

Sommaire. — Importance réelle du milieu pour l'œuf. — L'œuf mûr, cellule agonisante. — Interprétation et causes de son état d'inertie. — Théorie de Bataillon. — Potentialités ontogénétiques de l'œuf mûr comparées à celles du spermatozoïde. — Démonstration de la non-équivalence des gamètes. — Parthénogénèse expérimentale : sa signification, ses méthodes : Loeb, Yves Delage, Bataillon. — Exposé et discussion sommaires de leurs théories. — Moment où l'œuf acquiert ses propriétés ontogénétiques.

Les produits sexuels dont nous avons suivi les changements de forme et de structure aux diverses périodes de leur existence, sont plus que des cellules vivantes : véritables êtres vivants, ils sont le siège de processus physiologiques auxquels correspondent des modifications successives de leur composition anatomique. Mais que faut-il entendre par la « physiologie » de l'œuf?

Il importe, avant tout, de bien préciser ce terme. Puisque l'œuf vit, toutes les manifestations caractéristiques de la vie se retrouvent en lui ; elles sont susceptibles d'y être étudiées par les méthodes courantes de la physiologie et conformément aux idées qui actuellement la dirigent dans ses investigations. L'œuf respire, se nourrit, est le siège d'un métabolisme plus ou moins actif selon les phases qu'il traverse ; il serait du plus haut intérêt d'avoir sur ces diverses « fonctions » des connaissances suffisamment exactes pour pouvoir en pénétrer le mécanisme in-

time et tracer la courbe de leurs variations. Avouons que ce travail est à peine ébauché ; les physiologistes, absorbés par d'autres problèmes et peu familiarisés avec le matériel qu'ils auraient à soumettre à l'expérience, s'en sont complètement désintéressés ; c'est tout récemment que les embryologistes ont compris l'importance de la tâche et qu'ils se sont appliqués à former leur esprit et à adapter leurs méthodes à une discipline scientifique nouvelle pour eux. S'étonnera-t-on que parmi les « fonctions » des produits sexuels, la plus frappante les ait sollicités tout d'abord, bien qu'elle ne soit en somme que la résultante de toutes les autres : nous voulons parler de la propriété qu'a l'œuf fécondé de donner inévitablement naissance, s'il se développe, à un organisme semblable à celui dont il provient. C'est donc le problème de la forme qui s'est imposé le premier à leur esprit, ou plutôt qui leur est apparu sous une face nouvelle : négligeant les détails de l'évolution phylogénétique des organismes, beaucoup d'embryologistes ont cherché à dégager les lois et les causes immédiates de leur développement actuel. Ils se sont mis à faire de la *morphologie causale*, recourant largement, à cet effet, à la méthode expérimentale.

Passons rapidement en revue les résultats principaux auxquels ils sont arrivés dans cette voie.

*
* *

Nous avons appris, au chapitre précédent, qu'un œuf mûr, pondu, meurt si un spermatozoïde — *ou quelque chose d'analogue* — ne vient pas lui sauver la vie, et la vie, pour l'œuf fécondé, c'est, avant tout, la mise en marche d'un dynamisme qui provoque la formation pro-

gressive d'un organisme nouveau. Tels sont, rappelés en quelques mots, les faits, en apparence pleins de mystère, dont la science demande l'analyse explicative.

Nous avons dit aussi, et c'est ce point que nous allons traiter tout d'abord, qu'il faut, pour qu'un développement commence et se poursuive régulièrement, que l'œuf qui en sera le siège soit dans des conditions de milieu extérieur adéquates. Il est évident dès lors, que pour l'étude des causes et des facteurs de ce développement, l'intervention expérimentale consistera à modifier soit le milieu, soit l'objet qui s'y trouve. On emploiera l'une ou l'autre de ces deux méthodes selon le but à atteindre, mais nous dirons tout de suite que pour la solution des questions qui nous intéressent ici, il est beaucoup plus fructueux d'agir sur l'élément sexuel lui-même. Dans la majorité des expériences que nous relaterons, sinon dans toutes, le milieu extérieur reste normal, et l'œuf seul est soumis aux changements expérimentaux.

Il est aisé de comprendre qu'il en soit ainsi. Ce n'est pas le milieu extérieur : l'eau douce ou salée, la teneur en oxygène, la température, etc., qui fait qu'un œuf de grenouille donne naissance à une grenouille et un œuf d'oursin à un oursin. Si c'est grâce au milieu que le développement *peut* se faire, ce n'est pas lui qui en possède les rouages ; par sa composition, il permet aux potentialités contenues dans l'œuf de se manifester, mais il ne les crée pas, ou ne le fait qu'indirectement. En d'autres termes, le milieu adéquat est la *condition* nécessaire d'une ontogénèse régulière, il n'en est pas la cause. Si sa composition vient à varier, la plupart des processus embryonnaires seront altérés, de façon souvent fort instructive, mais ils le seront plutôt dans leur *déroulement* que dans

leur *origine* ; or, c'est celle-ci qui nous préoccupe surtout.

Nous avons eu soin de dire et nous insistons sur le fait, que nous n'avons en vue ici que le milieu *extérieur*. Par une extension du mot qui nous paraît abusive, on parle volontiers de milieu intérieur dans le même sens où l'on entend le premier. Certes, le cytoplasme est le milieu ambiant pour le noyau, comme celui-ci l'est pour le nucléole, etc. ; mais on ne fait que créer une confusion quand on étend l'expression aux parties constituantes du cytoplasme lui-même, qui deviennent alternativement objet et milieu, selon l'ordre dans lequel elles réagissent l'une sur l'autre. En réalité, s'exprimer ainsi ne fait qu'obscurcir sans utilité la notion, beaucoup plus claire pour notre esprit, des corrélations fonctionnelles, physiques ou chimiques qui existent ou qui s'établissent entre les diverses parties ou les diverses substances d'un œuf segmenté ou non. Il convient donc de laisser au mot milieu son acception usuelle, banale, et c'est ainsi que nous l'entendrons : le milieu est ce qui entoure, *sans faire corps avec lui*, un œuf, un organisme, ou un groupe de cellules de cet organisme.

*
* *

L'œuf, au moment de la ponte, a terminé l'élaboration de son cytoplasme et est, pour employer encore l'expression de Fauré-Frémiet, en équilibre de maturation. Il est inactif, tous les processus vitaux y paraissent suspendus ; il semble en état de vie latente. Livré à lui-même, dans le milieu où il devrait se développer, il meurt toujours, après un temps plus ou moins long suivant les espèces.

Tout n'est cependant pas complètement arrêté en lui, un reste d'activité vitale subsiste, sorte d'agonie qu'on peut prolonger en ralentissant davantage le faible métabolisme dont il est encore le siège, mais dont la fécondation seule — ou un équivalent quelconque — peut le faire sortir.

Ce reste d'activité vitale est mis en évidence par l'observation et par l'expérience. Fauré-Frémiet a constaté que l'œuf d'*Ascaris*, quand il n'est pas fécondé, fait une tentative, vite avortée d'ailleurs, pour sortir de l'équilibre chimique dans lequel il se trouve, et transforme notamment une partie de sa substance pour s'entourer d'une mince membrane. Loeb a démontré que l'œuf d'Oursin, pendant son agonie, absorbe un peu d'oxygène à l'eau ambiante et l'utilise à des oxydations qui ne font qu'augmenter son état de dépression et le conduisent à la mort ; placé, au contraire, dans une eau privée d'oxygène, sa survie à l'absence de fécondation est beaucoup plus longue.

Ces faits prouvent bien qu'il faut une intervention plus radicale que le simple changement de milieu pour réveiller l'œuf et lui rendre l'activité nécessaire à son développement. Il est cependant des cas, rares il est vrai, où le changement produit du fait même de la ponte, a des conséquences plus notables.

L'œuf d'Astérie, par exemple, est pondu à l'état d'oocyte de premier ordre ; au contact de l'eau de mer, il réagit en accomplissant ses mitoses de maturation et en formant ses deux globules polaires ; mais pour cet effort, il épuise ses dernières réserves d'énergie et, s'il n'est pas fécondé, il s'achemine aussi lentement vers la mort.

De quelles causes relèvent ces faits, ou tout au moins quel en est le mécanisme intime ?

R. Hertwig et ses élèves, d'autres encore, ont comparé l'inertie de l'œuf mûr à l'état de dépression des Infusoires après un certain nombre de bipartitions (Maupas). Ce rapprochement est tout à fait justifié et si sa valeur explicative est médiocre, il a l'incontestable avantage de bien montrer que la conjugaison des Infusoires et la fécondation des Métazoaires sont des processus de même ordre, soulevant les mêmes problèmes et susceptibles d'une explication semblable. Tout le monde admet, actuellement, que la dépression, chez les Protozoaires, est due à une sorte d'intoxication provoquée par l'altération du milieu [1] ; on réussit, en effet, à la produire expérimentalement par des agents divers (Popoff). L'œuf, pendant l'élaboration de son cytoplasme s'intoxique-t-il, lui aussi ? La réponse à cette question se dégagera de la suite de notre exposé.

Child a émis dans ces derniers temps une idée intéressante, qui a notamment le mérite de s'accorder avec bon nombre de faits connus. Il assimile l'œuf mûr [2] à une cellule précocement sénile, sénilité qui serait la conséquence de l'actif métabolisme dont elle a été le siège pendant sa période d'accroissement ; en d'autres termes, l'œuf s'use à fabriquer des réserves. Cette comparaison qui n'est d'ailleurs pas sans analogie avec la précédente, puisque pour Maupas, dépression et sénilité sont des

[1] Cf. sur ce sujet, les travaux de Calkins, Woodruff, etc.

[2] Nous entendons toujours, par œuf mûr, l'œuf dont la maturation cytoplasmique est achevée et qui est susceptible d'être fécondé. On sait qu'à ce moment il peut être à des stades divers de la formation des globules polaires.

phénomènes très voisins, acquiert une véritable valeur analytique quand on précise, comme le fait CHILD, le sens physiologique du terme *sénilité*. Nous en avons déjà dit un mot au chapitre premier, mais il convient d'insister quelque peu.

Le vieillissement, dans les cellules isolées comme dans les organismes, est essentiellement caractérisé — et ceci est un fait d'expérience — par un ralentissement du métabolisme, c'est-à-dire des actions et des réactions chimiques qui se passent dans la cellule ou dans les associations de cellules.

Or, R.-S. LILLIE (1909), et CHILD à sa suite, attribuent ce ralentissement à une imperméabilité relative et progressivement grandissante des cellules, qui tend à les isoler de plus en plus de leur milieu extérieur ; la gamme des échanges qui existaient entre eux se rétrécit, et le métabolisme intra-cellulaire diminue, puis disparaît. Nous savons déjà que cette crise — qu'on nous permette ce mot — est très aiguë dans les organismes hautement différenciés, où les corrélations fonctionnelles suscitent des conditions quelque peu différentes pour chaque groupement cellulaire et où, par suite, le faible métabolisme qui subsiste est canalisé dans une direction déterminée pour aboutir à la formation de structures intra-cellulaires fixes et définitives (muscles, nerfs, etc.).

Une cellule jeune, au contraire, est idéalement perméable [1], en relation constante et complexe avec ce qui l'entoure ; elle est, par conséquent, très plastique et réagit en tout temps à des influences sans cesse répétées.

[1] Il serait peut-être plus exact de dire « semi-perméable ». En tout cas perméable doit s'entendre ici dans le sens que les physiologistes donnent à ce mot.

Dès lors, une cellule vieillie peut être rajeunie si on parvient à lui rendre sa perméabilité primitive. Nous connaissons déjà l'utilisation qu'on peut faire de cette notion dans la régénération et dans la reproduction agame ; en ce qui concerne l'œuf, R.-S. Lillie a fait remarquer à diverses reprises, que la fécondation — ou les agents de parthénogénèse expérimentale — accroît certainement la perméabilité de l'œuf vis-à-vis de son milieu et établit entre eux un contact beaucoup plus intime qu'auparavant. Nous reviendrons, d'ailleurs, sur ce point dans la suite.

Si la démonstration objective, toujours indispensable, fait encore défaut aux considérations qui précèdent, elles n'en apportent pas moins des éléments inattendus et fructueux au problème des causes de l'inertie de l'œuf mûr ; elles ont le grand mérite de ramener l'évolution physiologique de l'œuf à celle d'une cellule somatique quelconque et de ne pas faire du *Germen*, pour employer l'expression des weismanniens, quelque chose d'irréductible au *Soma* ; enfin, elles semblent s'harmoniser avec les résultats des recherches chimiques de Fauré-Frémiet.

Pendant les premiers stades de l'oogénèse, le jeune oocyte d'*Ascaris* puise dans le milieu qui l'entoure les substances nécessaires à l'accomplissement des actes chimiques qui président à l'élaboration de son cytoplasme [1] (protoplasme et deutoplasme). Quand il approche de sa limite de croissance, quand il s'isole et s'arrondit en se détachant du rhachis sur lequel il était fixé, son activité chimique se ralentit, puis cesse presque complètement :

[1] Fauré-Frémiet a eu le mérite de donner à cette notion une base chimique qui lui manque encore dans tous les autres œufs.

l'équilibre dit de maturation s'établit, que seule la fécondation peut rompre. Pourquoi de nouveaux matériaux ne lui sont-ils pas indéfiniment apportés de l'extérieur? Ce ne peut être que parce que le cytoplasme de l'oocyte, modifié par les premières réactions dont il a été le siège, ne les absorbe plus : il est devenu imperméable pour eux et, ainsi privé d'apports nouveaux, son métabolisme se fige bientôt dans une formule d'équilibre.

Si intéressantes que soient les tentatives d'explication de l'inertie de l'œuf mûr que nous venons de résumer, elles ne solutionnent, il faut le reconnaître, que fort incomplètement le problème. Elles nous expliquent que l'accroissement en volume de l'œuf a un terme qui est atteint pour ainsi dire automatiquement et qui ne peut être dépassé ; mais nous ignorons totalement pourquoi, une fois arrivé à cet état d'équilibre, incapable de grossir davantage et d'élaborer de nouvelles réserves, l'œuf n'accomplit pas ce qu'on s'attendait à lui voir faire : se segmenter ou tout au moins manifester quelque disposition dans cette voie. Puisque nous savons qu'il n'en est rien et que ce n'est jamais dans l'avortement d'une tentative de développement que meurt l'œuf vierge, il faut aller au delà des explications imaginées jusqu'ici pour obtenir une solution plus complète.

Dans cet ordre d'idées, Bataillon (1900 à 1902) est l'un des auteurs qui ont le plus contribué à préciser nos connaissances. Les conclusions auxquelles l'ont conduit ses recherches se sont quelque peu modifiées, ou plus exactement, complétées au cours des années, et nous tâcherons de les exposer telles qu'elles nous ont paru se dégager des derniers travaux de l'auteur.

Pour Bataillon, l'œuf mûr est en état d'hypertension

osmotique, ce qui revient à dire dans, le langage de R.-S. Lillie et de Child, que sa perméabilité est diminuée ou même supprimée, au moins à l'égard de certaines substances.

Le premier résultat de la fécondation qui se traduit, nous le savons, par la rétraction de l'œuf, l'expulsion d'un liquide périvitellin et l'achèvement des mitoses de maturation, correspond à une déshydratation de l'œuf, dont la tension osmotique s'abaisse notablement pour remonter d'ailleurs un peu plus tard, quand le développement va débuter.

Cette idée d'une déshydratation préalable, nécessaire à l'activation de l'œuf, est formulée dans les premiers travaux de Bataillon ; elle a été le point de départ de ses tentatives répétées pour provoquer la parthénogénèse expérimentale par l'action de solutions hypertoniques, ou par des moyens équivalents.

Seulement, quand l'œuf se rétracte et expulse le liquide périvitellin, il y a plus qu'une simple variation de l'équilibre physique, car ce liquide n'est pas de l'eau pure : il est chargé des déchets de l'activité de l'œuf pendant l'oogénèse et spécialement d'acide carbonique qui s'est accumulé sans pouvoir être expulsé. L'œuf mûr et non fécondé est donc aussi en état de semi-asphyxie, et sa première réaction vis-à-vis du spermatozoïde, devient ainsi une véritable épuration de son cytoplasme.

L'une des expériences les plus intéressantes sur lesquelles Bataillon appuie son interprétation est la suivante : il fait remarquer d'abord que tous les œufs en état d'équilibre de maturation ou d'inertie, ont leur noyau soit au repos, soit en métaphase, c'est-à-dire au stade de la plaque équatoriale de l'une des deux mitoses de matura-

tion. Jamais, dans aucune espèce animale, on ne le trouve en un autre état ; or, si l'on place des œufs fécondés d'*Ascaris megalocephala* dans les conditions de température requises pour leur développement, mais en vase clos et sous quelques centimètres cubes de sérum artificiel, afin de provoquer leur asphyxie par défaut d'oxygène, leur évolution est enrayée au bout de quatre jours environ : l'examen des noyaux à ce moment montre que dans toutes les cellules ils sont au repos ou en métaphase ; il n'y a pas d'intermédiaire (1910).

Il résulte donc de cette expérience, que dans l'œuf d'*Ascaris* en segmentation, lorsque la pollution du liquide ambiant et l'épuisement de la réserve d'oxygène intoxiquent son cytoplasme, l'asphyxient et l'empêchent de se libérer de ses déchets, les mitoses commencées vont jusqu'à mi-chemin puis s'arrêtent, et celles qui se sont achevées ne recommencent plus leur cycle. Or, aucun fait ne s'oppose à ce qu'une semblable explication soit appliquée à l'état d'inertie de l'œuf vierge, et Bataillon, dans ses déductions, serre, selon nous, la vérité de très près.

L'expulsion de substances hors de l'œuf, comme première réaction du contact d'un spermatozoïde avec son cytoplasme, est un fait très général ; le liquide périvitellin n'est jamais de l'eau pure. L'action inhibitrice qu'il exerce sur les spermatozoïdes et à laquelle nous avons fait allusion plus haut, suffirait à le démontrer si l'observation n'y avait reconnu, depuis longtemps déjà, la formation de précipités sous l'action des réactifs qui coagulent les albuminoïdes. Nous n'ignorons pas que dans certains cas ces précipités ne sont pas appréciables et que chez l'Oursin, par exemple, il semble n'y avoir sous la membrane de fécondation qu'un liquide aqueux ; mais le sou-

lèvement même de cette membrane répond à un processus exactement analogue à la formation du liquide périvitellin dans les autres œufs et s'accompagne également d'une contraction du cytoplasme, extrêmement marquée et signalée de longue date [1]. A côté de ces cas exceptionnels, il en est d'autres, où l'élimination des produits du métabolisme de l'œuf pendant sa croissance est si évidente, qu'ils acquièrent une valeur démonstrative de premier ordre. C'est ainsi que chez l'*Ascaris*, il n'y a pas à proprement parler « expulsion d'un fluide » : au moment de la fécondation un phénomène plus compliqué se produit. Fauré-Frémiet a démontré, en effet, qu'une partie des inclusions élaborées avant que ne soit atteint l'équilibre de maturation, est rejetée à la périphérie lorsque cet équilibre vient à être rompu par la fécondation ; le glycogène est hydrolysé et se répand à la surface où il contribue à constituer l'enveloppe chitineuse dont s'entoure l'œuf fécondé ; une autre substance très caractéristique, un éther de l'acide ascarylique, vient former, après saponification, une membrane mince, qui double la première à sa surface interne ; ce travail chimique accompli, l'œuf commence à se segmenter. On ne peut accorder à ces actions chimiques d'autre signification qu'une épuration du cytoplasme ovulaire ; la nature des substances éliminées variera suivant les espèces, mais le fait important, c'est-

[1] On parle toujours, depuis Loeb surtout, de la *formation* de la membrane de fécondation sur l'œuf d'Oursin ; cette expression est tout à fait inexacte. La membrane préexiste à la fécondation, mais sur l'œuf mûr elle est étroitement accolée au cytoplasme. Au moment de la pénétration du spermatozoïde, sa perméabilité change, l'eau de mer passe au travers d'elle en grande quantité, la *soulève* en la distendant fortement et vient s'accumuler entre l'œuf et elle.

à-dire l'élimination est constant : à BATAILLON revient le mérite de l'avoir reconnu [1].

Il n'échappera à personne que l'interprétation de BATAILLON, élargie comme nous l'avons fait pour la rendre applicable à l'*Ascaris* et aux cas similaires qui pourraient surgir à l'avenir, complète plutôt qu'elle ne contredit celle de LILLIE et de CHILD. Tenant compte de ces diverses théories, nous pourrons résumer la raison physiologique de l'inertie de l'œuf vierge dans l'énoncé suivant : il est partiellement ou totalement imperméable vis-à-vis de son milieu, par suite sans doute de l'état physique des constituants de son cytoplasme au moment où s'établit l'équilibre de maturation ; les dernières phases de son métabolisme s'accomplissent en vase clos, et de ce chef il se trouve intoxiqué par des produits de déchet ou encombré de substances accessoires qui le paralysent et le conduisent à la mort s'il ne peut s'en libérer.

Cette définition, bien que reposant sur des faits, est forcément vague encore ; si imparfaite qu'elle soit, elle a une valeur infiniment plus grande que toutes les considérations basées sur des comparaisons ou sur des raisonnements phylogénétiques. Elle laisse entrevoir ce qu'il faudra réaliser pour faire sortir l'œuf de son état d'inertie et nous met, par conséquent, sur la voie d'une explication rationnelle du résultat le plus typique de la fécondation ; enfin, grâce à elle, nous comprenons dans certaines limites pourquoi les mitoses de maturation ne donnent

[1] Une expulsion de substances hors de l'œuf après la fécondation a été observée chez les Mammifères, il y a de longues années, par Ed. VAN BENEDEN. Plus récemment, O. VANDER STRICHT l'a décrite très soigneusement sous le nom de deutoplasmolyse.

que des globules polaires rudimentaires et abortifs et pourquoi, dans la plupart des cas, leur achèvement n'est possible que pour autant que l'épuration ait déjà commencé ; car nous avons vu plus haut, en effet, qu'au moment où l'œuf est fécondé, il est rarement mûr au point de vue cytologique et n'est souvent qu'à l'état d'oocyte de premier ordre ou à la métaphase de la première ou de la seconde cinèse maturative.

L'étude que nous venons de faire de l'inertie de l'œuf mûr indique combien est féconde pour la biologie la recherche « des causes actuelles », comme dit Yves Delage, des états de la matière vivante. En fouillant dans son intimité, l'analyse expérimentale permet de ramener à des notions compréhensibles, généralement très simples, des phénomènes que les spéculations stériles jointes à une admiration naïve de la nature enveloppaient de mystérieuses ténèbres.

*
* *

Nous voici arrivés maintenant au seuil du chapitre le plus important de la physiologie de l'œuf mûr : l'étude de ses propriétés ontogénétiques et des potentialités évolutives qu'il possède ; notons en passant, que ce que nous appelons potentialités n'est autre chose que ce qu'on désigne habituellement sous le nom de tendances héréditaires ; nous n'emploierons pas cette expression parce que le mot hérédité est indissolublement associé dans l'esprit à celui d'évolution, de lente acquisition ; les potentialités évolutives, au contraire, impliquent l'idée d'actualité : c'est, si l'on veut, l'état actuel de l'hérédité. Nous avons à en étudier le mécanisme et les manifestations, abstraction faite de la façon dont elles furent acquises au cours des temps.

Pour aborder ces questions avec quelque profit, il est bon d'en tracer tout d'abord les limites et de bien définir les points sur lesquels l'effort d'analyse promet d'être fructueux.

Il était universellement admis, il y a quelques années, et cette opinion est encore partagée par beaucoup de savants, que les gamètes mâle et femelle sont potentiellement équivalents, c'est-à-dire que la diversité de leur structure n'est qu'une adaptation aux conditions dans lesquelles la fécondation doit s'accomplir et le développement se dérouler. Cette dissemblance serait donc tout à fait accessoire au regard de leurs propriétés fondamentales qui resteraient identiques. Pour les partisans de cette opinion, la masse volumineuse de l'œuf est essentiellement une réserve alimentaire, qui n'a en elle-même aucune potentialité ontogénétique et qui fournit simplement à l'embryon la substance de son corps ; le cytoplasme ne serait donc pas à proprement parler la source des énergies mises en œuvre au cours du développement ; celles-ci auraient pour origine probablement exclusive le noyau et comme les noyaux mâle et femelle sont incontestablement équivalents, l'égalité des gamètes en découle nécessairement.

L'idée a évidemment la logique pour elle ; à la simple réflexion, la disjonction sexuelle se présente à l'esprit comme une subdivision, tendant à répartir également sur deux facteurs les charges de la fécondation. De multiples faits d'observation lui ont donné une consécration apparente ; tels sont : l'identité manifeste et assurément très remarquable de l'évolution de la chromatine dans les cellules sexuelles des deux sexes ; les modalités de certaines formes de la conjugaison chez les Infusoires, où les gamètes se ressemblent au point qu'il est impos-

sible de les différencier en mâles et femelles ; les expériences de mérotomie d'où l'on a pu conclure qu'un fragment de cytoplasme, dépourvu de noyau, est incapable de vie active et surtout de régénération, etc. Enfin, il est indéniable que cette idée s'est renforcée sous l'empire de certaines conceptions théoriques qui, après avoir exercé sur l'orientation des recherches et sur l'interprétation des résultats acquis une influence heureuse à maints points de vue, ont fini par devenir quelque peu tyranniques, et par menacer d'enfermer la pensée scientifique dans un cercle vicieux. Nous voulons parler des théories de Nägeli, de Weismann et d'O. Hertwig [1], qui ont le point commun de vouloir localiser les tendances héréditaires dans des particules matérielles figurées ou tout au moins spécifiques, indépendantes du protoplasme banal.

Nous laisserons de côté, pour le moment du moins, tous ces systèmes, qui sont bien moins des théories scientifiques véritables que des représentations schématiques de l'un ou de l'autre des mécanismes possibles de l'hérédité ; fidèle à la méthode que nous avons adoptée jusqu'ici, nous ne demanderons au raisonnement que de nous guider dans l'analyse des faits.

Nous considérons comme très probable, qu'à l'origine du phylum des Métazoaires, les produits sexuels étaient équivalents et leur différenciation peu profonde. Mais il s'agit là du passé, et si, pour en avoir une représentation satisfaisante, il est légitime de suppléer par l'hypothèse à l'absence irrémédiable de documents objectifs, il en va

[1] Nous ne faisons que citer ces théories en passant. Le lecteur en trouvera l'exposé et la critique dans le livre de Delage (1903) et dans un article récent de Prenant (1911).

tout autrement quand on envisage les animaux actuellement vivants. Pour eux la question de savoir si le spermatozoïde et l'œuf sont potentiellement équivalents reste ouverte. Si la réponse est négative, ceux que séduit surtout le côté historique ou phylogénétique de la biologie pourront dire que cette équivalence s'est perdue au cours des temps ; mais comme cette perte, selon toute probabilité, s'est produite à une époque où il n'y avait pas encore de Métazoaires véritables, le raisonnement historique n'aboutira quand même à rien.

Sans discuter davantage, revenons-en à la recherche analytique et expérimentale.

En somme, le problème à étudier offre deux aspects : 1° Suffirait-il de donner au spermatozoïde des matériaux nutritifs assimilables par lui, pour qu'il les organise en un œuf et parvienne, grâce à eux, à construire un embryon ? 2° L'œuf mûr peut-il, par un procédé quelconque excluant totalement l'action d'un spermatozoïde, entrer en activité et donner naissance à un nouvel organisme ?

Pour résoudre la première de ces questions, l'idée qui vient d'emblée à l'esprit est de créer un milieu nutritif aussi parfait que possible et d'y faire pénétrer les spermatozoïdes. Cet essai a été tenté récemment par De Meyer, qui a mis des spermatozoïdes d'Oursins dans un extrait d'œufs broyés provenant de la même espèce animale. Des expériences analogues ont été faites un peu plus tard, chez les Oiseaux, par J. Loeb et Bancroft. Le résultat, au point de vue qui nous intéresse, a été nul. De Meyer a bien vu la tête spermatique s'imbiber de liquide et gonfler en une sorte de pronucleus, mais c'est à peu près tout. Tout semble indiquer qu'il y a peu de bénéfice à tirer de semblables tentatives, même plus perfectionnées ;

par contre d'autres méthodes donnent, heureusement, des résultats plus positifs. L'une d'elles est la mérogonie (Boveri, Yves Delage) telle qu'elle peut être pratiquée chez les Echinodermes, les Mollusques et les Annélides. On coupe un œuf en deux fragments, dont un seul contient le noyau : le fragment anucléé est parfaitement susceptible d'être fécondé et de donner une larve. Le spermatozoïde a trouvé, en effet, dans ce cas, son milieu idéal, c'est-à-dire le cytoplasme vivant d'un œuf de son espèce ; et en fait, le développement se poursuit très bien sans l'intervention du noyau femelle.

Cette expérience donne prise à deux interprétations. Delage estime que dans la fécondation mérogonique, le fait essentiel est que l'introduction d'un noyau et d'un centrosome actifs dans le fragment anucléé, rend possibles des divisions cellulaires dont le cytoplasme seul est incapable, mais sans conférer pourtant à ce cytoplasme des propriétés évolutives qu'il ne possédait pas. Giard, au contraire, a voulu voir dans la mérogonie une parthénogénèse mâle, entendant par là que le cytoplasme n'est qu'un simple matériel d'élaboration pour le spermatozoïde, le mettant en mesure de subir sa propre ontogénèse ; il voyait dans cette expérience la preuve de l'équivalence complète des deux gamètes. Il est clair, toutefois, et Delage l'a fait remarquer, que ce raisonnement n'est soutenable qu'à la condition d'admettre *a priori* que le cytoplasme est totalement dépourvu de potentialités ontogénétiques, c'est à-dire de tendances héréditaires ; or, c'est là, non pas résoudre, mais supprimer un des problèmes qui nous occupent.

Dans cette controverse, Delage a raison, mais pour le démontrer définitivement, la mérogonie pure et simple

est insuffisante ; deux autres procédés expérimentaux : la mérogonie croisée et la polyspermie fourniront des arguments probants.

La mérogonie croisée entre espèces très éloignées est particulièrement avantageuse, car l'influence éventuelle du spermatozoïde pourra y être reconnaissable, non à de menus détails de structure dans des larves déjà âgées, mais à des caractères tranchés, apparaissant dès les premières phases du développement.

A ce point de vue, E. Godlewski jun. (1906), a réalisé une expérience suggestive : il féconde un fragment anucléé d'œuf d'*Echinus* par un spermatozoïde d'*Antedon*, qui appartient à une autre famille, celle des Crinoïdes. Le noyau et le centrosome ainsi introduits sont parfaitement capables d'assimiler le cytoplasme étranger, car tous deux s'accroissent et se divisent un grand nombre de fois, entraînant la division du cytoplasme et un début d'ontogénèse. Si le spermatozoïde d'*Antedon* ne trouvait dans le cytoplasme d'*Echinus* qu'un matériel d'élaboration le mettant à même de développer ses potentialités ontogénétiques personnelles, il est clair que la segmentation, la gastrulation et la formation du mésenchyme primaire se feraient suivant le type *Antedon* pur. Or, il n'en est rien, le fragment mérogonique croisé réalisé par Godlewski, forme son mésenchyme primaire et se transforme en gastrula, exactement comme le fait un œuf d'*Echinus*, sans aucune trace d'hybridation. Le spermatozoïde, jusque-là, n'a donc influé en rien sur le développement ; il n'a fait que fournir au cytoplasme de l'œuf le moyen de se segmenter et de développer des propriétés qui lui appartiennent en propre.

Il est vrai que dans cette expérience le développement

ne dépasse pas le stade gastrula, mais s'il pouvait se poursuivre et si des caractères de Crinoïde apparaissaient dans la suite, la conclusion n'en serait pas modifiée. Nul ne conteste, en effet, que le spermatozoïde apporte sa part d'hérédité, mais ce qu'il fallait démontrer c'est que le cytoplasme de l'œuf apporte aussi la sienne et nous venons de voir que celle-ci est déterminante, au moins pour les premiers stades du développement.

La polyspermie expérimentale, sous la forme spéciale qu'elle affecte chez les Amphibiens anoures (Brachet, 1910, Herlant 1911) est plus démonstrative encore et fera table rase des dernières incertitudes.

Nous avons vu (page 88) que dans la polyspermie moyenne bien typique, quand une dizaine au plus de spermatozoïdes pénètrent, par des points assez éloignés les uns des autres, dans l'hémisphère supérieur de l'œuf de grenouille, chacun d'entre eux, au bout de peu de temps, édifie un pronucleus mâle et se délimite dans le cytoplasme une vaste énergide, qui reste indépendante de ses voisines. Chaque spermatozoïde prend donc possession d'une partie très notable de l'œuf et la conserve pour lui. Un seul des pronuclei mâles ainsi formés, copule avec le pronucleus femelle (fig. 23). C'est celui dont l'énergide, par le hasard du point de pénétration, occupe la partie de l'œuf où s'est faite l'expulsion des globules polaires. Tous les autres restent à l'état de pronuclei dans leur énergide, exactement comme dans un fragment mérogonique anucléé.

Bientôt, *tous* les noyaux de l'œuf polyspermique entrent synchroniquement en mitose normale, bipolaire. Chacune des énergides spermatiques fonctionne donc comme une cellule en voie de division caryocinétique, et finalement

l'œuf se segmente en autant de blastomères qu'il a pénétré de spermatozoïdes (fig. 24).

Si le spermatozoïde était vraiment totipotent, s'il imposait au cytoplasme qui l'entoure une évolution dictée

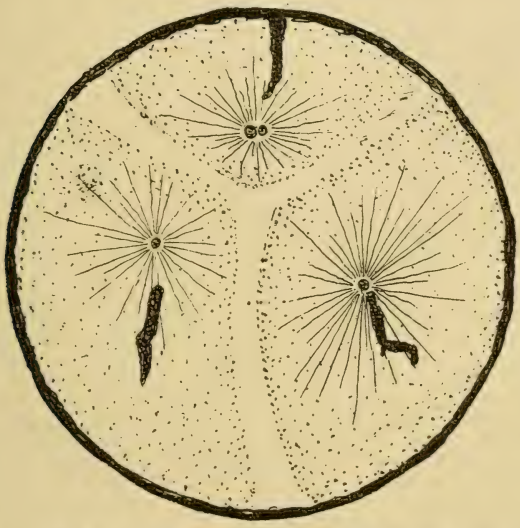

Fig. 23. — Œuf polyspermique de *Rana fusca*, montrant trois énergides spermatiques. Au centre de l'une d'entre elles, le pronucleus femelle a copulé avec le pronucleus mâle.

(D'après A. Brachet.)

par son seul dynamisme, chaque énergide agirait pour son propre compte et le développement de l'œuf entier serait tout à fait chaotique.

Bien au contraire, dans les cas réussis, on obtient des larves parfaitement normales, capables d'éclore et de vivre plusieurs jours (fig. 36 et 37). Les raisons de leur mort

relèvent de causes tout à fait étrangères à celles que nous traitons ici et nous aurons l'occasion de les examiner plus tard[1].

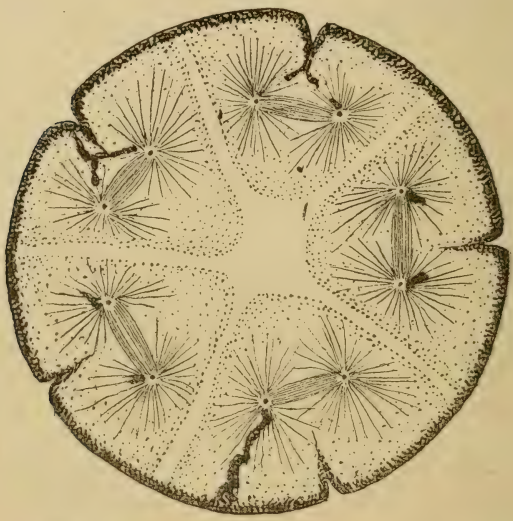

Fig. 24. — Œuf polyspermique de *Rana fusca*. Les cinq énergides entrent synchroniquement en mitose.

(D'après A. Brachet.)

Un conclusion essentielle se dégage de ces expériences; elle est en contradiction, non seulement avec l'idée de

[1] Il est bon d'insister sur le fait que la polyspermie n'a pas toujours des conséquences aussi intéressantes que dans l'œuf de grenouille. Dans bien des cas, elle ne donne que des résultats d'une médiocre importance. Chez les Echinodermes où elle a fait récemment l'objet d'un beau travail de Boveri (1907), elle affecte une allure tou autre que chez les Amphibiens et devient aussi un précieux moyen d'analyse, mais pour des questions d'un autre ordre que celles que nous traitons ici.

Giard, mais encore avec toutes les théories qui défendent l'équivalence potentielle des gamètes mâles et femelles. On peut la formuler comme suit : la destinée d'un spermatozoïde, ou d'une façon plus générale d'un pronucleus ou même d'un noyau quelconque, est sous la dépendance absolue de la qualité du cytoplasme dans lequel il se trouve plongé (Brachet, 1910). Il est un agent de division, joue un rôle indéniable dans l'accomplissement du métabolisme cellulaire et peut même, éventuellement, lui imprimer certains caractères de détail, mais c'est là tout.

Pour résumer ce long exposé, nous dirons que dans l'état actuel de nos connaissances, le spermatozoïde des Métazoaires ne possède ni virtuellement, ni même à l'état latent, les potentialités nécessaires à la formation d'un organisme semblable à celui dont il provient. L'expérience a, jusqu'ici, prouvé l'exactitude de cette notion dont la portée biologique est considérable ; les objections qu'on y ferait et qui n'auarient d'autre base que des raisonnements *a priori*, inaccessibles à l'observation et à l'expérimentation, ne pourront pas l'ébranler.

Nous voilà ainsi amené, par exclusion, à attribuer un rôle prépondérant à l'œuf dans la continuité, sinon de la vie, du moins de la forme et de la composition des organismes.

Il faudrait s'en tenir à cette formule encore vague si on ne disposait de moyens expérimentaux précieux, capables de faire sortir l'œuf de son état d'inertie et de provoquer chez lui un développement complet en substituant à l'action du spermatozoïde celle d'agents physiques, chimiques ou mécaniques. Entre les mains d'hommes comme J. Loeb, Yves Delage et Bataillon, ces agents, appliqués

spécialement aux Echinodermes et aux Amphibiens, ont découvert à l'expérimentateur un vaste et nouveau champ d'action, la *parthénogénèse artificielle ou expérimentale.*

Mais, objectera t-on, la question de savoir si un œuf peut ou non donner un embryon sans l'intervention d'un spermatozoïde, est déjà tranchée, attendu qu'il existe dans la nature, chez les Insectes ou ailleurs, des *œufs* normalement parthénogénétiques ; ces œufs ont subi une préparation morphologique analogue à celle des autres, car ceux qui, dérogeant à la loi générale, ne forment qu'un globule polaire au lieu de deux sont plutôt rares.

Evidemment, l'existence même de la parthénogénèse naturelle prouve que les œufs qui en sont capables possèdent toutes les potentialités et tout le dynamisme nécessaires à l'édification, dans des conditions de milieu favorables, d'un organisme nouveau. Mais il ne faut pas perdre de vue que, pour eux, le problème de la disjonction des sexes et de la division du travail qui en est la conséquence, ne se pose pas plus que dans la sporulation ou le bourgeonnement ; l'essai d'interprétation que nous avons donné de ces derniers modes de reproduction au chapitre premier, leur est physiologiquement applicable. Rechercher la valeur exacte de cette division du travail dont nous venons de parler et en pousser l'analyse jusqu'aux limites prescrites par la technique scientifique, tel est avant tout l'objet de ce livre ; l'expérience naturelle qu'est la parthénogénèse spontanée, loin d'avoir une valeur explicative, ne fait que rendre plus obscur, mais en même temps plus attachant, le problème de la fécondation. C'est celle-ci qui expliquera celle-là, et la réciproque n'est pas vraie.

D'aucuns trouveront inadmissible d'assimiler la parthénogénèse naturelle à la sporulation ou au bourgeonne-

ment, parce que, phylogénétiquement, la parthénogénèse a succédé à la sexualité et doit être considérée comme en étant une simplification secondaire. Sans méconnaître la réalité de cette évolution historique, il nous paraît que cette simplification même permet de considérer la parthénogénèse comme un corollaire de la reproduction agame et que le problème physiologique n'est pas très différent quand la sexualité n'existe pas ou quand elle n'existe plus.

*
* *

La parthénogénèse expérimentale, envisagée sous son jour véritable, apparaît comme un moyen d'analyse des propriétés de l'œuf mûr et des changements qu'y apporte la fécondation. Les premières seules nous occuperont dans ce chapitre.

Avant d'entrer dans le détail, et d'examiner les procédés mis en œuvre, il nous semble préférable d'énoncer, dans son expression générale, la conclusion d'ensemble qui se dégage des faits observés.

Sous des influences *très diverses*, d'ordre chimique, physique ou mécanique, un œuf *mûr*, qui sans cela n'eut pu sortir de son état d'inertie, entre en développement, parcourt *régulièrement* les divers stades de son évolution et peut donner naissance à un organisme nouveau tout à fait normal. A vrai dire, on n'a jamais vu jusqu'ici d'embryons parthénogénétiques atteindre l'état adulte, mais la preuve est faite que seules les difficultés techniques de l'élevage en sont la cause. Peut-être sont-ils un peu moins robustes que les normaux, ce qui n'empêche que Delage a maintenu en vie de petits Oursins parthénogé-

nétiques pendant trois ans, que BATAILLON et d'autres après lui ont réussi à élever des têtards de grenouille jusqu'à la métamorphose et bien au delà ; ces résultats remarquables ne laissent subsister aucun doute.

Voilà donc établie de façon définitive la possibilité de provoquer dans l'œuf, par des moyens de laboratoire, un ensemble de phénomènes qui jusqu'alors étaient la propriété exclusive d'un agent vivant ; mais d'autres conséquences amplifient encore la portée de cette conclusion : il résulte de la nature des méthodes employées et du mécanisme par lequel l'œuf réagit vis-à-vis d'elles, que pour se développer en un organisme, il n'a besoin ni d'apport de matériaux formateurs, ni d'énergies spécifiques ; l'œuf possède en lui-même tout ce qui lui est nécessaire. C'est ce que DELAGE (1908) a exprimé très exactement en disant (page 486) : « l'œuf est un mécanisme monté, apte à parcourir de lui-même, sous l'influence de ses facteurs internes, tout son cycle évolutif si on lui fournit seulement des conditions ambiantes, qui sont passablement banales ».

« Il suffit de déclancher le mécanisme en forçant la cellule à faire les premiers pas vers la division, pour qu'elle achève ensuite de parcourir toute la route. » Et BATAILLON (1910) émet une idée très analogue quand il dit (page 134) : « (dans la parthénogénèse expérimentale) nous rendons capable de division la cellule-œuf incapable : le reste est affaire d'organisation ».

L'œuf mûr et vierge ne peut pas se diviser ; qu'on réalise en lui les conditions nécessaires à une mitose *normale*, et aussitôt tout se déclanche ! Nous verrons plus tard combien cette formule simple cache de processus compliqués ; le lecteur pourra s'en faire une idée, incomplète d'ailleurs, en se remémorant les causes que nous avons assignées à

l'état d'inertie de l'œuf non fécondé. Toutefois, elle n'en a pas moins l'avantage de donner une forme précise au problème de la fécondation.

La pénétration d'un spermatozoïde réalise sans doute les conditions d'une mitose, les agents de parthénogénèse expérimentale, également ; mais y arrivent-ils par le même procédé ? Il est certain, d'autre part, que l'influence du spermatozoïde ne se limite pas à l'accomplissement de ce premier acte ; peut-être ne peut-on pas en dire autant de la parthénogénèse artificielle, et dès lors sa comparaison avec la fécondation constituera un utile moyen d'investigation. Il s'en dégagera ce qu'ils ont de commun et ce que chacun d'eux a de spécifique, et la signification biologique des changements apportés dans l'œuf par l'élément mâle s'éclairera d'un jour nouveau.

Cet aperçu montre bien la portée véritable de la parthénogénèse expérimentale, qu'il faut considérer non pas comme un artifice destiné à *remplacer* la fécondation vraie, mais comme un moyen de l'analyser, au même titre et dans la même mesure que certaines formes de la polyspermie.

Pour le moment, qu'il nous suffise de retenir que les potentialités de l'œuf diffèrent fondamentalement de celles du spermatozoïde, qu'il est en réalité totipotent et que l'amphimixie nucléaire, c'est-à-dire la copulation des deux pronuclei avec le rétablissement subséquent du nombre normal des chromosomes, n'est pas une condition *sine qua non* du développement des propriétés ontogénétiques de l'œuf.

A la rigueur, nous pourrions nous en tenir là, mais vu l'importance du problème biologique que soulève la parthénogénèse expérimentale, nous indiquerons succincte-

ment les techniques employées et les théories que leurs auteurs ont bâties sur elles. Celles-ci, dues à Loeb, Delage, Bataillon et R.-S. Lillie, ont été, dans ces dernières années, l'objet de discussions longues et passionnées. Elles sont clairement exposées et critiquées dans des livres spéciaux qu'ont publiés récemment Loeb (1913), Delage et Goldsmith, et Caullery, 1913).

Les procédés employés pour provoquer l'activation de l'œuf vierge sont extrêmement variés et même parfois déconcertants par leur simplicité. C'est ainsi qu'il y a longtemps déjà que Tichomiroff, en brossant des œufs de vers à soie, a remarqué qu'un certain nombre d'entre eux se développaient ; on sait aussi qu'il suffit de secouer des œufs d'Astérie, au moment où ils se préparent à expulser leurs globules polaires, pour qu'ils entrent en segmentation et on obtient le même résultat en les chauffant légèrement pendant peu de temps (Delage, R.-S. Lillie, etc.). Enfin Bataillon, en faisant suivre l'élévation de température d'un refroidissement brusque, a observé, dans l'œuf de grenouille, de vagues indices d'une segmentation, d'ailleurs complètement abortive.

Dans ces procédés, qui n'utilisent que des moyens purement physiques, l'intervention d'un seul agent conduit à l'effet désiré, et à ce point de vue, on peut encore ranger à côté d'eux l'action de l'acide carbonique, qui dans les mains de Delage a donné de si brillants résultats chez les étoiles de mer. Tous méritent la désignation générale de *procédés de parthénogénèse en un temps.*

Ils ont beaucoup moins retenu l'attention — et c'est probablement à tort — que ce que l'on appelle volontiers, depuis quelque temps, les « grandes méthodes » de la parthénogénèse artificielle, qui se distinguent des pre-

mières en ce qu'elles sont des *procédés en deux temps*. La grande importance qu'on leur accorde vient de ce qu'elles ne sont pas nées du hasard, mais d'une conception théorique préalable, plus ou moins précise, dont elles visent à être la vérification expérimentale. Il va de soi que ces conceptions et les méthodes qui en dérivent, n'ont pas été créées d'un seul jet dans leur forme définitive et chacune d'elles a son histoire, toujours fort intéressante ; elle est retracée en détails dans les livres que nous avons signalés ainsi que dans les travaux spéciaux de BATAILLON.

Après de longs tâtonnements, J. LŒB est arrivé à réaliser une technique qui, avec l'œuf d'Oursin, donne d'excellents résultats. Elle consiste à appliquer successivement à l'œuf deux traitements : le premier par un acide gras, spécialement l'acide butyrique [1], le second par une solution saline hypertonique à l'eau de mer.

Le premier temps amène la formation de la « membrane de fécondation » ou plutôt, pour nous exprimer comme LŒB le fait dans ses derniers travaux, modifie la couche corticale de l'œuf [2] et provoque ainsi en lui une série de réactions chimiques qui sont essentiellement des oxydations. Si on laisse ces réactions se poursuivre sans autre intervention, elles aboutissent fatalement à une cytolyse de l'œuf, qui se désagrège et meurt. Elles sont donc engagées dans une voie défectueuse, et pour les remettre dans le bon chemin, il faut qu'intervienne la solution hypertonique : celle-ci est donc correctrice de

[1] On trouvera tous les détails de la technique dans les livres de LŒB, et de DELAGE et GOLDSMITH.

[2] Voir au sujet de cette action et de la membrane de fécondation, la note au bas de la page 116.

l'acide butyrique. Les deux temps se complètent l'un l'autre ; bien plus, ils se corrigent mutuellement, car si l'on renverse l'ordre de leur intervention, la parthénogénèse s'obtient tout pareillement ; c'est alors l'acide butyrique qui corrige l'influence hypertonique.

Tout le problème de la parthénogénèse consiste donc, pour Loeb, à amorcer dans l'œuf des processus d'oxydation et à les diriger dans la bonne voie ; et généralisant son interprétation, l'auteur l'étend aux processus de la fécondation normale : le spermatozoïde, en pénétrant dans l'œuf, lui apporterait deux substances, qui joueraient respectivement les rôles d'agent cytolysant et d'agent correcteur. Tout comme la parthénogénèse, la fécondation serait donc un phénomène en deux temps.

L'interprétation de Loeb est donc d'ordre chimique : le titre de ses ouvrages l'atteste d'ailleurs. Elle est incontestablement fort intéressante et nous nous hâtons d'ajouter que si l'expérience-type, telle que nous l'avons résumée ci-dessus, est à sa base, beaucoup d'autres, ingénieusement imaginées, en précisent la valeur et en amplifient l'analyse.

Il est évident que les oxydations jouent un rôle considérable dans la vie de l'œuf en développement, que l'état d'inertie qui caractérise son équilibre de maturation dépend en grande partie du fait qu'elles y sont supprimées ou tout au moins ralenties, et qu'une des conditions essentielles de la parthénogénèse comme de la fécondation doit être d'en favoriser le retour ; il est incontestable, enfin, que ces oxydations, pour produire leur effet utile, doivent se succéder dans un certain ordre et avec des vitesses déterminées. Mais à côté de ces faits, dont le savant américain a bien souligné la valeur et dont il a abordé

l'étude avec un esprit de méthode remarquable, il y a l'interprétation théorique, qui laisse encore prise au doute. On peut lui reprocher, notamment, de n'envisager qu'un des aspects de la question, attendu que l'œuf, au moment de la fécondation comme après elle, subit des modifications dont les relations avec des processus d'oxydation sont, pour le moins, fort invraisemblables. Nous aurons l'occasion de revenir plus tard sur ces modifications et de les confronter, dans le chapitre V, avec la parthénogénèse de Loeb. Nous nous en tiendrons ici à ces remarques générales ; le lecteur qu'intéresserait la critique dont les expériences et les conclusions de Loeb sont susceptibles, consultera avec fruit le livre de Delage et Goldsmith.

Toute différente est l'idée qui a guidé Delage dans la recherche d'une méthode parfaite de parthénogénèse artificielle. Elle a sa base dans la conception, qui s'affirme de jour en jour avec plus de vigueur, que le protoplasme vivant est sans structure, mais est un mélange plus ou moins complexe de substances pour la plupart à l'état colloïdal [1]. Toutes les manifestations essentielles grâce auxquelles se fait le développement d'un œuf, peuvent être ramenées, pour Delage, à des coagulations et à des liquéfactions de colloïdes, se succédant rythmiquement en des endroits déterminés : la disparition de la membrane nucléaire, le clivage des chromosomes, l'effacement du fuseau et des asters, seraient des liquéfactions ; l'apparition du centrosome, la formation du fuseau et des asters, la production sur l'œuf de la membrane de fé-

[1] Nous aurons à revenir à diverses reprises sur l'état colloïdal des composants du protoplasme. Disons seulement, que cette conception est aussi celle d'histologistes comme Prenant (1910).

condation rentreraient dans la catégorie des coagulations.

La régularité même du rythme des processus de la division cellulaire, autorisait à supposer que le déclanchement de la première ou des deux premières phases amènerait le déroulement régulier de toutes les autres. Or, les acides sont des coagulants des colloïdes et les bases en sont des liquéfiants ; Delage présuma donc qu'en soumettant les œufs à l'action successive ou même simultanée d'un acide et d'une base, on réussirait à mettre en marche les mécanismes du développement. Pour des motifs que nous ne pouvons examiner ici, son choix se porta sur le tannin et l'ammoniaque, à des degrés de concentration déterminés par le raisonnement et par l'expérience. Ce traitement appliqué aux œufs d'Oursin fut d'une efficacité remarquable : presque tous les œufs entrèrent en segmentation et donnèrent des Plutei normaux.

L'expérience répondait donc de façon pour ainsi dire idéale au raisonnement préalable qui l'avait suscitée, et expliquait en même temps les résultats si concluants obtenus antérieurement par la seule action de l'acide carbonique sur les œufs d'Astérie. Il est à remarquer, et Delage insiste sur ce point, que ni l'oxygène, ni l'hypertonicité du milieu ne sont nécessaires [1].

Toutefois, Delage lui-même, en faisant la critique de ses propres idées et en les comparant aux vues théoriques de Loeb, a soin de souligner que la concordance entre l'hypothèse directrice et la démonstration expérimentale, quelqu'heureuse qu'elle soit, ne prouve nullement que la

[1] C'est là une caractéristique de la méthode de Delage qui la rend très différente de celle de Loeb. Elle a fait l'objet de nombreuses discussions entre ces deux auteurs.

première soit, de ce chef, définitivement démontrée. Un sérieux écueil, en effet, pour l'interprétation, non seulement de la méthode de Delage, mais aussi de celle de Loeb, c'est que les réactifs employés n'exercent l'action qu'on leur attribue que quand les œufs en ont été retirés et placés dans de l'eau de mer pure ; dans ces conditions on est en droit de se demander si l'effet observé est vraiment le résultat d'une réaction, et si les agents chimiques ne se bornent pas à « préparer ou rendre possibles des processus qui s'accomplissent ensuite d'eux-mêmes dans l'eau de mer. En d'autres termes, ils rendent l'œuf *autoparthénogénétique* » (Delage, 1908, p. 488).

S'il nous est permis d'émettre un avis personnel dans ce débat, nous dirons qu'à notre sens, cette dernière phrase de Delage renferme peut-être une grande part de vérité. On a déjà reproché à Loeb l'expression de fécondation chimique qu'il emploie volontiers en parlant des développements qu'il provoque par sa méthode et l'on a dit qu'il serait plus exact d'y substituer le terme, plus vague, de parthénogénèse mise en marche par des agents chimiques. Il est possible, en effet, que même par les méthodes les plus « chimiques », le fait essentiel soit tout simplement un changement dans la perméabilité des membranes ou de la couche corticale de l'œuf. Celui-ci, inerte jusqu'alors, et physiologiquement emprisonné, se trouve subitement placé dans des rapports nouveaux et convenables avec le milieu ambiant ; s'il parvient à se débarrasser ainsi de ses déchets et à absorber ce qui lui manque, rien ne s'oppose à admettre qu'il ne devienne capable de se développer. C'est là, d'ailleurs, le noyau de l'hypothèse par laquelle R.-S. Lillie explique la parthénogénèse artificielle et il l'a étayée sur des expériences qui, pour ne pas

être tout à fait concluantes, n'en sont pas moins curieuses. C'est ainsi que l'on peut, en augmentant fortement la perméabilité de l'œuf vierge, en *voir* sortir des substances qu'il contenait, notamment du pigment ; c'est ainsi encore qu'on peut remplacer impunément la solution hypertonique, dans la méthode de Loeb, par un anesthésique, dont l'action est très différente, etc...

Il est inutile de prolonger cette discussion, qui tendait seulement à montrer que, si la conclusion théorique ne ressort pas éclatante des faits observés, c'est que ceux-ci ne parlent pas encore assez clairement : le champ des recherches objectives reste largement ouvert.

Nous venons de voir que la théorie de Lœb est chimique, que celle de Delage est physique ; les idées que Bataillon a émises sur le mécanisme de l'activation de l'œuf, et dont l'ensemble forme également une théorie bien cohérente, sont plutôt d'ordre physiologique, et on ne saurait le blâmer de cette prudence.

Nous avons déjà indiqué au début, de ce chapitre, comment Bataillon explique l'état d'inertie de l'œuf mûr ; on ne peut nier que les connaissances acquises sur ce point spécial n'aient été, pour la suite de ses recherches, d'une aide fort précieuse.

Presque tous les travaux de Bataillon ont eu les Amphibiens pour objet, quelques-uns seulement, les Poissons. Or, dans les réactions de ces œufs, certains détails se présentent avec une netteté admirable, s'observent avec une extrême facilité et sont par cela même plus accessibles à l'expérimentation que dans l'œuf des Echinodermes ; nous citerons, notamment, la rétraction de l'œuf au moment de la fécondation, l'expulsion d'un liquide périvitellin grâce

auquel l'action de la pesanteur peut s'exercer librement, enfin les changements d'aspect que nous décrirons, dans le prochain chapitre, sous le nom de manifestations dynamiques de la fécondation.

Pour Bataillon — et cette manière de voir est très défendable —, l'œuf mûr et vierge est en état d'hypertension osmotique ; son métabolisme est enrayé par l'accumulation des déchets de son activité et par l'état de semi-asphyxie qui en est la conséquence.

Pour l'activer, c'est-à-dire pour l'inciter à se développer, il faut le mettre à même de subir une première division nucléaire assez bien équilibrée pour qu'elle soit suivie, dans les délais normaux, d'une division cellulaire typique : si le cycle est bien déclanché, il se poursuivra sans encombre.

Pendant longtemps Bataillon s'est efforcé, soit par l'emploi de solutions hypertoniques, soit par l'élévation de température suivie de refroidissement brusque, de réduire l'hypertension ovulaire par soustraction de liquide ; en replaçant ensuite l'œuf dans son milieu normal, il pouvait se réhydrater jusqu'à ce que la proportion voulue fût atteinte. Ces essais, sans être totalement infructueux, n'ont donné que des résultats médiocres : segmentations vagues, irrégulières, quelquefois des morulas, mais pas davantage.

Cela signifiait, et l'exemple de la fécondation normale accrédite cette opinion, que le facteur déshydratation, si actif soit-il dans l'activation de l'œuf, n'est pas seul en cause ; il faut aussi épurer l'œuf, le libérer de ses déchets, provoquer, en un mot, la réaction *totale* qui suit immédiatement l'entrée du spermatozoïde.

Cette réaction totale, Bataillon, dans ses derniers tra-

vaux, l'appelle la *réaction propre* de l'œuf, et elle comporte : la contraction, l'expulsion du liquide périvitellin, l'orientation de l'œuf, et l'achèvement de la deuxième mitose de maturation [1]. L'agent parthénogénétique doit produire tout cet ensemble, parce qu'il forme un bloc.

Or, la réaction propre de l'œuf est jusqu'à un certain point indépendante des agents qui la provoquent, c'est-à-dire qu'elle peut s'effectuer, selon l'expression de Bataillon, « sous des tactismes divers » ; elle a donc sa source dans l'œuf lui-même et apparaît comme une manifestation de son irritabilité ; elle appartiendrait à la même catégorie de faits que la contraction musculaire, par exemple.

L'expérience suivante vient à l'appui de cette manière de voir : Bataillon veut opérer une fécondation croisée entre des œufs de *Pelodytes* ou de *Bufo calamita* et du sperme de *Triton*. Ces œufs sont activés, — en attribuant à ce terme la définition que nous avons donnée plus haut — ils se segmentent ensuite, mais fort irrégulièrement, puis le développement avorte. L'activation n'a donc pas réalisé, dans ce cas, les conditions propices à la division normale de l'œuf, mais elle s'est néanmoins produite. Qu'en conclure, sinon qu'il faut quelque chose de plus que l'activation pure et simple pour qu'une ontogénèse régulière puisse s'engager ? Relevons cette distinction, qui va nous être très utile.

Mais l'examen des œufs de *Pelodytes* ou de *Bufo* ainsi

[1] A cette énumération, il faut ajouter les manifestations dynamiques (Brachet, 1911) et la formation de l'énergide femelle (Herlant, 1913), dont il ne pourra être question que dans un chapitre ultérieur.

traités, démontre qu'ils n'ont pas été fécondés du tout. Les spermatozoïdes de *Triton* n'ont fait que toucher leur surface ; dans de rares cas on en trouve qui ont pénétré, mais ils restent inertes dans les couches corticales de l'œuf.

L'activation est donc, ici, d'origine parthénogénétique et paraît due à l'irritation de l'œuf par le contact d'un spermatozoïde étranger.

C'est à la suite de ces observations, nous dit Bataillon, qu'il fut amené à tenter la *parthénogénèse par piqûre*. Elle consiste, comme son nom l'indique, à piquer, avec un très fin stylet (20 à 40 μ) en verre ou en platine, des œufs mûrs de grenouille. (*Rana fusca* se prête très bien à l'expérience.)

La technique est des plus simples et facile ; comme on opère sur des œufs volumineux, l'expérience est faisable à l'œil nu. Les résultats ont dépassé tous les espoirs. Dès ses premiers essais, Bataillon obtint un certain nombre de petits têtards, dont quelques-uns allèrent même jusqu'à la métamorphose. Dans les mois qui suivirent la publication de sa méthode, celle-ci fut essayée de différents côtés et les résultats en furent confirmés, notamment par Henneguy, Dehorne et Brachet auxquels vinrent bientôt se joindre Mac Clendon, Herlant, Loeb, etc.

Il n'avait pas échappé à Bataillon, que parmi les œufs piqués, un nombre relativement restreint seulement se segmentent et se développent ; les autres, c'est-à-dire la grande majorité (90 % en moyenne) ne se divisent pas ou le font mal et tardivement, sans aboutir jamais à une forme larvaire quelconque, et cependant tous se contractent et expulsent leur liquide périvitellin ; tous, ainsi

qu'il fut montré plus tard (Brachet, Herlant), réagissent à la piqûre par la totalité des manifestations qui caractérisent l'activation. Cela prouve que pour obtenir un développement complet, un facteur supplémentaire est indispensable que le stylet ne réalise que rarement.

C'est alors que Bataillon découvrit que ce facteur inconnu consiste dans l'introduction dans l'œuf, par l'aiguille, d'éléments figurés du sang ou de la lymphe, qui ne doivent pas nécessairement provenir de l'espèce animale sur laquelle on expérimente; on peut les emprunter à des Mammifères ou des Poissons : ils n'ont donc rien de spécifique.

La parthénogénèse par piqûre devenait ainsi un procédé en deux temps, comme ceux de Loeb et de Delage. Mais il avait sur ceux-ci l'avantage d'apporter des précisions sur le rôle physiologique respectif de chacun de ces temps. Puisque l'introduction du stylet provoque l'activation totale de l'œuf (et nous verrons au chapitre V qu'on sait très exactement ce qu'il faut entendre par là dans l'œuf de grenouille), le second temps — pénétration de sang ou de lymphe — ne peut avoir d'autre effet que de permettre une première mitose de segmentation bien équilibrée. Bataillon fait jouer aux corpuscules sanguins ou lymphatiques le rôle de catalyseurs, tendant à renforcer le système des irradiations astériennes qui dirigent la division cellulaire et lui permettent ainsi d'aboutir. Nous verrons plus tard que cette interprétation est probablement inexacte, mais que néanmoins le second temps consiste bien en un réglage des conditions de la division du cytoplasme ovulaire.

Ajoutons enfin que Bataillon a réussi à activer les œufs d'Amphibiens, sans embryogénèse consécutive, en

les soumettant à des vapeurs de chloroforme ou d'éther, à des chocs d'induction, etc. L'activation est donc une réaction constante, caractéristique. C'est la « réaction propre de l'œuf » de Bataillon, toujours identique sous les excitants les plus divers, qu'ils soient d'ordre chimique, physique ou mécanique ; mais pour conduire à une embryogénèse, elle doit être renforcée, ou si l'on veut améliorée.

On ne manquera pas d'objecter que les expressions « réaction propre de l'œuf », « irritabilité » sont vagues et dépourvues encore d'une valeur physico-chimique. C'est exact ; elles sont simplement, nous allions dire « prudemment » physiologiques, mais elles ne comportent ni plus ni moins de vitalisme que celles de contraction musculaire ou de sécrétion glandulaire. Chacune d'elles, en réalité, n'est pas représentative d'un fait, mais d'un complexe de faits, et il appartient à la recherche objective de le dissocier et d'en soumettre les éléments à une nouvelle analyse. On verra que celle-ci, pour ce qui concerne la réaction propre de l'œuf, est déjà largement ébauchée.

Nous nous sommes longuement arrêtés, et pour une double raison, aux travaux de Bataillon. Outre qu'ils offrent au point de vue des idées générales développées dans ce livre un intérêt dont on appréciera plus loin toute la valeur, il nous a paru qu'ils méritaient, pour des motifs d'un autre ordre, qu'on y insistât quelque peu. L'œuvre de Bataillon est moins connue, même du public scientifique, que celle des autres pionniers de la parthénogénèse expérimentale et c'est regrettable, car elle a un cachet très personnel et témoigne d'un labeur continu et persévérant dans la poursuite d'un but bien défini. Delage et Goldsmith, puis Godlewski, en ont bien souligné l'im-

portance, mais Loeb, par exemple, en fait à peine mention et pourtant il serait fort souhaitable qu'il indiquât comment la parthénogénèse par piqûre peut se concilier avec sa théorie chimique de la fécondation.

Abstraction faite des théories discutées et discutables qui s'efforcent d'expliquer la parthénogénèse expérimentale, celle-ci apparaît aujourd'hui comme un fait positif qui a pris rang dans la science. Elle prouve, comme nous le disions au début de ce chapitre, qu'à l'inverse du spermatozoïde, l'œuf possède en lui-même, dans sa propre substance et sans qu'aucune adjonction de matière ou d'énergie ne lui soit nécessaire, toutes les potentialités pour former, par leur déroulement, un organisme nouveau.

Le problème de la sexualité se délimite et s'éclaircit, en même temps que se dégage une des raisons d'être de la fécondation : le spermatozoïde (entre autres choses) fait sortir l'œuf vierge de son état d'inertie.

Nous savons aussi, maintenant, puisque l'œuf est susceptible de se développer seul, que l'amphimixie nucléaire n'est pas indispensable, car le pronucleus femelle peut suffire à la segmentation, et que le centrosome femelle qui disparaît dans la fécondation, est capable de persister et de rentrer en activité pour jouer, complètement ou incomplètement — ce point sera examiné plus tard —, le rôle normalement dévolu au centrosome mâle.

*
* *

Cet aperçu des propriétés ontogénétiques de l'œuf mûr terminé, on se demandera tout naturellement si elles font

défaut dans l'œuf qui n'a pas encore atteint son équilibre, de maturation.

Si la réponse est affirmative, il s'agira d'examiner à quel stade de l'oogénèse elles font leur apparition. De telles questions ont une importance théorique indiscutable, mais il est malheureusement impossible, dans l'état présent de la science, de leur donner une réponse basée sur des faits d'observation. Nous verrons plus tard qu'il existe dans l'œuf des « zones » à potentialités différentes ; on peut assister pendant la période d'accroissement de l'œuf à la délimitation de certaines d'entre elles, parfois même il est possible de les suivre jusqu'à des stades très reculés ; et, fait plus caractéristique encore, on a réussi, dans bien des cas, à reconnaître que la polarité de l'oocyte se maintient invariable à travers tous les stades de son évolution et a son origine dans une polarité de même sens, déjà indiquée dans l'oogonie. Il est donc probable que le substratum des potentialités de l'œuf s'accroît plutôt qu'il ne s'acquiert, pendant la longue durée du stade oocyte de premier ordre.

Seulement, pour que cette vague probabilité se change en une certitude, il faudrait pouvoir expérimenter sur l'oocyte et provoquer en lui la manifestation de ces potentialités latentes dont l'existence reste hypothétique. Or, les tentatives pour inciter un œuf non mûr à esquisser ne fût-ce qu'une ébauche de développement, ont toujours échoué jusqu'ici ; les œufs sont réfractaires à la parthénogénèse tant qu'ils n'ont pas commencé leurs mitoses de maturation. Delage a démontré ce fait d'une façon irréfutable dans ses études sur les Astéries ; en outre, dans la majorité des cas, la fécondation n'est efficace que quand la période d'accroissement est achevée. Tout cela tendrait

à faire présumer que l'incitation au développement par les moyens dont nous disposons est dépendante d'un certain état du cytoplasme, et à ce point de vue il est légitime d'admettre une *maturation cytoplasmique* (Delage) ; certaines Planaires chez lesquelles le spermatozoïde entre déjà dans le jeune oocyte ne sont qu'une exception apparente, car l'œuf reste inerte pendant toute la période d'accroissement et ce n'est qu'au terme de celle-ci que la fécondation proprement dite s'effectue.

En fait, nous ne savons rien encore des pouvoirs latents de l'œuf non mûr. Il est invraisemblable que ses propriétés ontogénétiques apparaissent brusquement, et il est tout aussi improbable qu'elles soient acquises progressivement, par épigénèse ; mais ce sont là de simples suppositions qui ne s'appuient que sur le raisonnement ou sur des faits insuffisants. Nous avons cependant la conviction qu'il y a là pour l'avenir un beau chapitre de la biologie, digne de fixer l'attention de chercheurs assez ingénieux pour imaginer des techniques nouvelles : il nous donnera définitivement, croyons-nous, la clef du problème de la reproduction sexuelle.

Il n'existe à notre connaissance que deux observations qui aient été considérées, par leurs auteurs, comme des cas de développement prématuré d'un œuf ; ainsi qu'on va le voir, leur intérêt est assez mince et leur valeur contestable.

L'une a été décrite par Fauré-Frémiet. Au cours de ses études sur l'oogénèse chez l'*Ascaris*, il a observé que quelques oogonies, au lieu de se transformer en oocytes, continuaient à proliférer, mais par division directe du noyau ; les cellules-filles restant unies entre elles, il se formait ainsi des masses pluricellulaires, parfois creusées d'une cavité plus ou moins régulière.

La destinée de ces masses, qui n'ont qu'une vague analogie avec une forme embryonnaire quelconque, n'a pu être précisée par l'auteur, mais il semble qu'elles disparaissent sans laisser de traces. Cette anomalie, qui manque de netteté, peut être interprétée par chacun selon ses préférences personnelles. Aussi n'insisterons-nous pas.

L'autre observation est due à Bataillon (1901). Il a arrosé de sperme des œufs de *Rana fusca* détachés de l'ovaire, mais non encore engagés dans l'oviducte. L'auteur n'a pas vérifié l'état de leurs globules polaires, mais il est certain que si ces œufs n'étaient pas encore à maturité complète, ils en approchaient. Or, leur développement a été fort précaire ; les uns ont donné des monstres très spéciaux, plus ou moins comparables aux exogastrulas obtenues par Herbst en soumettant des œufs d'Oursin à l'action d'un sel de lithium ; les autres, plus nombreux, n'ont subi qu'une segmentation irrégulière, très incomplète et limitée à l'hémisphère supérieur ; dans bien des cas, enfin, l'œuf tout entier était rempli d'un chaos de chromosomes, de noyaux et d'asters absolument indéchiffrable.

Les conclusions que Bataillon a déduites de ces faits, à savoir qu'ils plaidaient en faveur de sa théorie de l'hypertension osmotique de l'œuf mûr, ne nous paraissent pas justifiées. De la lecture de sa description et de l'examen des figures qu'il y a jointes, il nous paraît certain qu'il a eu sous les yeux des œufs très fortement polyspermiques. Par conséquent, le seul point à retenir de cette observation, c'est qu'au moment de la fécondation, les œufs n'étaient pas encore en pleine possession du mécanisme qui assure la monospermie.

Les divisions d'oocytes qu'HENNEGUY a décrites dans l'atrésie des follicules de De Graaf chez certains Mammifères et que d'autres auteurs ont également signalées, ont un caractère manifestement abortif et ne contribueront guère à nous éclairer. Il faut, néanmoins, en tenir compte car elles démontrent qu'un oocyte peut, sous certaines influences, devenir capable d'une division prématurée, et c'est là une indication encourageante pour ceux que ne rebuteraient pas de nouvelles tentatives expérimentales judicieusement dirigées.

CHAPITRE IV

LES PROPRIÉTÉS PHYSIOLOGIQUES ET ONTOGÉNÉTIQUES DE L'ŒUF FÉCONDÉ

Sommaire. — Enumération des actes constituant dans leur ensemble la fécondation. — Apport d'un centrosome et propriété acquise par le cytoplasme de l'œuf de s'irradier en énergide. — Apport d'un demi-noyau. — Son importance immédiate pour le succès de la première segmentation. — Détermination, par la fécondation, du sexe du produit. — Notion de l'hétérochromosome, son évolution. — Le cycle vital de *Phylloxera* et d'*Aphis*, et son mécanisme cytologique. — Hermaphroditisme. — Apport de caractères paternels par le spermatozoïde. — Hérédité générale et hérédité spéciale. — Analyse de la nature de l'apport héréditaire paternel. — La polyspermie expérimentale. — Critique de la notion d'un substratum matériel unique de l'hérédité. — Définition de l'hérédité au point de vue embryologique. — Manifestations dynamiques de la fécondation. — Les localisations germinales et la symétrie bilatérale. — Leur fixation définitive est un acte de la fécondation. — Mécanisme probable de l'action dynamique du spermatozoïde.

Nous avons indiqué, au chapitre précédent, la différence profonde qui existe entre les propriétés morphogènes de l'œuf et celles du spermatozoïde, et nous y avons vu aussi que ces propriétés de l'œuf ne sont en état de se manifester que quand l'équilibre de maturation est atteint ; mais nous nous sommes borné à constater leur existence, sans pénétrer dans leur intimité, sans examiner leurs localisations ni leur degré d'indépendance.

Nous savons que le pouvoir qu'a l'œuf mûr de produire

un organisme nouveau ne se manifeste que si l'œuf a été préalablement « activé » soit par un spermatozoïde, soit par un agent parthénogénétique ; nous connaissons, enfin, parmi les réactions immédiates de l'œuf à l'activation, celles qui accompagnent sa « désintoxication », mais nous n'avons fait encore que mentionner les autres, plus importantes pourtant : la répartition et la fixation définitives des matériaux et des énergies contenus dans l'œuf. En les subissant, il extériorise, pour la première fois, ses potentialités évolutives.

On a réuni sous le nom commode, mais peut-être quelque peu défectueux, de *manifestations dynamiques de la fécondation* (Brachet, 1906) l'ensemble des changements par lesquels le système purement statique qu'est l'œuf mûr se transforme dans le système dynamique qu'est l'œuf fécondé. Ces modifications ne sont autre chose que la *réponse totale* de l'œuf à l'excitation fonctionnelle que produit en lui la pénétration d'un spermatozoïde. C'est naturellement dans la fécondation normale qu'on la trouve dans toute sa pureté, mais pour arriver à la bien connaître là et à la dissocier en ses éléments, il faudra, comme toujours, faire appel à la méthode expérimentale et notamment aux trois précieux moyens d'analyse que nous avons étudiés précédemment : la parthénogénèse artificielle, la mérogonie et la polyspermie.

Si remarquables que soient les manifestations dynamiques, elles ne sont pas l'unique résultat de la fécondation ; celle-ci est un phénomène extrêmement complexe qui, envisagé à la lumière des données acquises dans les chapitres antérieurs, peut être décomposé en un certain nombre d'*actes* ; en eux se résument les apports du spermatozoïde à l'œuf mûr. Ce sont :

1° Apport d'un centrosome, ou tout au moins de ce qu'il faut pour qu'il s'en forme un ;

2° Apport d'un demi-noyau, c'est-à-dire de la quantité de chromatine qui manque au pronucleus femelle pour être un noyau complet ;

3° Comme conséquence très probable du 2°, détermination sexuelle du produit ;

4° Apport de caractères paternels ;

5° Manifestations dynamiques de la fécondation.

Cette énumération ne vise pas à un classement selon le degré d'importance ; elle indique simplement l'ordre que, pour des raisons purement didactiques, nous suivrons dans notre exposé.

I. *Apport d'un centrosome.* — Il n'y a plus lieu de développer longuement ce premier point, qui a été traité au chapitre II. Il ne sera cependant pas superflu d'ajouter certaines précisions.

Ce qu'il y a de plus important dans la formation de l'énergide spermatique, c'est — nous l'avons déjà dit — la propriété, acquise par le cytoplasme, de s'irradier autour d'un centre [1]. Dans la fécondation normale ce centre, à son début, occupe exactement la place du *col* du spermatozoïde, et dans les cas favorables il est possible de distinguer, à ce niveau, un grain qui paraît bien dériver du centrosome de la spermatide. Toutefois, si les recherches de F.-R. Lillie (1912) sont exactes, l'absence de ce grain n'empêche nullement la formation de l'énergide, dont les rayons convergent alors vers la partie basale de la tête, ou même d'un fragment de la tête spermatique. Le centro-

[1] On se rappelle que nous avons assimilé cette irradiation à une coagulation de colloïdes.

some, dans ces cas, doit s'être formé *de novo*, au contact ou peut-être aux dépens de la chromatine mâle.

L'aptitude remarquable du cytoplasme (ou plus exactement du protoplasme) de s'irradier à un moment donné, est des plus manifestes dans la parthénogénèse par piqûre (Bataillon, 1910, Herlant, 1913). Autour des éléments étrangers introduits par le stylet, il se forme constamment des asters tantôt très petits, tantôt plus développés. On ne peut pas invoquer ici, pour en expliquer la formation, l'activité d'un centrosome quelconque, car en leur centre on ne trouve que des blocs informes où l'on ne reconnaît que vaguement [1] des débris de cellules provenant du sang ou de la lymphe. Mentionnons enfin, dans le même ordre d'idées, que l'éther, les solutions hypertoniques et d'autres agents encore (T.-H. Morgan, 1896, E.-B. Wilson, 1901-1904, Kostanecki, 1908, etc.) produisent, en l'absence de tout centrosome préexistant, des asters très nets et régulièrement centrés sur une granulation plus ou moins bien marquée.

Une conclusion de grande portée se dégage de ces découvertes. Ed. Van Beneden et Boveri ont constaté les premiers que le spermatozoïde apporte à l'œuf, en le fécondant, un centrosome grâce auquel les divisions cellulaires de la segmentation deviennent possibles [2]. Ce fait, joint à d'autres encore dans le détail desquels nous ne pouvons entrer, ont conduit ces deux auteurs à considérer le centrosome comme un organe permanent de toute cellule.

Cette idée a eu un grand succès dans la science [3] et

[1] C'est même tellement vague, que pour Herlant il ne reste rien de l'aspect histologique des hématies ou des globules blancs.

[2] Voir plus haut, page 99.

[3] Pendant longtemps, les cytologistes et les histologistes ont sur-

nous n'y ferons aucune objection. Mais allant plus loin, Boveri s'est cru autorisé à déclarer que l'acte essentiel, dans la fécondation, c'est le remplacement par le centrosome spermatique, du centrosome ovulaire dégénéré ou disparu, opinion qu'ont partagée de nombreux cytologistes.

Certes, il y a quelques années encore, les arguments ne manquaient pas pour en justifier l'exactitude, mais les observations que nous venons de relater la rendent insoutenable.

Ce qui est essentiel dans la formation de l'énergide spermatique et des asters ultérieurs de la segmentation, c'est non pas le centrosome, mais l'état physique nouveau du cytoplasme de l'œuf qui détermine les colloïdes protoplasmiques à se prendre en gel autour d'un élément figuré de la cellule : centrosome spermatique, noyau spermatique, débris d'hématies ou de corpuscules blancs, nœuds de coagulation intracytoplasmiques.

Or, nous verrons bientôt que cet état physique nouveau est, en réalité, l'une des manifestations dynamiques de la fécondation, qu'il se produit toujours dans la parthénogénèse expérimentale, quel que soit le procédé employé, et qu'il est dû, au moins partiellement, à un changement brusque dans la tension superficielle du cytoplasme de l'œuf en équilibre de maturation.

Nous en arrivons ainsi à croire qu'on consacre proba-

tout fait porter leur effort dans la recherche des *organes* de la cellule. Aujourd'hui, la tendance est de substituer à la notion d'organes celle *d'aspects fonctionnels*, qui est beaucoup plus fructueuse. Les histologistes français et spécialement Prenant ont largement contribué à cette transformation de l'ancienne histologie statique en une histologie dynamique.

blement une erreur quand on parle, comme on le fait habituellement, et comme nous le faisions nous-même il y a peu de temps encore (1910), de centrosomes actifs et de centrosomes passifs ou inertes, attribuant ainsi tout le mécanisme de la formation d'un aster au grain qui en occupe le centre. Nous ne voulons pas dire que le centrosome n'est rien, n'a aucune propriété et n'est qu'un corps étranger, ce qui serait assez invraisemblable, mais plutôt qu'il ne peut jouer son rôle qu'à la condition qu'un état déterminé du cytoplasme soit réalisé. Peut-être le centrosome est-il toujours actif, mais le cytoplasme ne peut-il répondre à l'attraction (?) exercée sur lui, que périodiquement, suivant un rythme en rapport avec son métabolisme.

Quoique l'on puisse penser des vues qui viennent d'être développées, elles ont l'avantage de se concilier avec de multiples observations ; leur principal mérite est qu'elles sont nées du désir, qui s'affirme de plus en plus chez les biologistes modernes, de dégager l'étude de la cellule de la tendance vitaliste ou plutôt organiciste où tant d'histologistes l'avaient enserrée, pour la faire entrer dans la voie plus large que la chimie physique ouvre à la biologie générale [1].

II. *Apport d'un demi-noyau.* — En 1883, quand Ed. Van Beneden découvrit que le spermatozoïde apporte à l'œuf qui a éliminé la moitié de son noyau dans la formation des globules polaires, le nombre de chromosomes qui lui manque, le voile qui recouvrait le mystère de la fécondation s'entr'ouvrit pour la première fois. Plusieurs

[1] Voir à ce sujet l'article récent de Prenant (1910) sur les théories de la mitose. Voir aussi Delage (1914) et Fauré-Fremiet (1913).

années auparavant, O. Hertwig et Ed. Van Beneden avaient déjà remarqué qu'après l'entrée du spermatozoïde un nouveau noyau apparaissait dans l'œuf, mais le fait que chaque pronucleus n'est qu'un demi-noyau et que dans la fécondation ils se complètent mutuellement était nouveau et avait véritablement une valeur explicative pour l'époque.

La découverte de Van Beneden eut un retentissement d'autant plus marqué qu'elle fut vérifiée sur tous les objets, animaux et végétaux, où l'on en chercha la confirmation. La théorie de la continuité et de la permanence des chromosomes, dont le rôle fut si considérable en cytologie, en dérive directement ; c'est en s'appuyant sur elle et sur les compléments que lui apportèrent de nombreux travaux publiés vers la même époque sur la division cellulaire, que Strassburger et O. Hertwig en vinrent à considérer que l' « idioplasme », porteur de toutes les tendances héréditaires de l'espèce, devait avoir son siège dans le noyau.

Pourtant, dans ces dernières années, une réaction se dessina. Beaucoup se refusaient à reconnaître la toute-puissance des chromosomes au point de vue héréditaire et voulaient que le cytoplasme en eût sa part : c'était d'ailleurs l'opinion de Van Beneden lui-même ; d'autres, reléguant le noyau au second rang, firent des mitochondries les organules de l'hérédité. Mais le grand coup fut porté par les expériences de mérogonie et de parthénogénèse expérimentale, qui démontrèrent péremptoirement qu'un œuf pourvu d'un demi-noyau peut parfaitement se développer et donner un organisme complet.

La copulation des pronuclei, l'amphimixie nucléaire, n'étaient donc plus l'acte essentiel de la fécondation, comme

tant d'auteurs et Van Beneden le premier, l'avaient pensé jusqu'alors ! Et pourtant elle est constante, elle est, de tous les phénomènes visibles de la fécondation, le plus évident et le plus incontestable !

Il importe donc, dans l'étude analytique que nous nous sommes assignée comme tâche, de rechercher l'utilité immédiate qu'il peut y avoir, pour un œuf qui va se développer, à posséder un noyau complet. Des recherches récentes, poursuivies dans cette voie, ont abouti à des résultats d'une importance fondamentale, parce qu'ils placent la question sur le terrain solide de la mécanique cellulaire. Nous les devons surtout à Herlant (1913).

Le fait d'observation essentiel sur lequel tout repose, est le suivant : dans un œuf dispermique ou polyspermique de grenouille, nous savons qu'il y a deux ou plusieurs énergides spermatiques, et que l'une d'entre elles seulement renferme en son centre un noyau de segmentation normal (noyau amphimixique) ; dans toutes les autres, il n'y a qu'un pronucleus mâle (fig. 23). L'œuf dispermique, qui offre des dispositions très favorables pour l'étude de la question qui nous occupe ici, est souvent partagé en deux énergides de taille sensiblement égale (Herlant, 1911). Nous avons vu aussi qu'au moment de la segmentation de l'œuf polyspermique [1], tous les noyaux, l'amphimixique comme les autres, entrent synchroniquement en mitose, mais Herlant a pu constater qu'à l'anaphase et à la métaphase, la longueur d'axe des mi-

[1] Il s'agit ici de la polyspermie expérimentale dans l'œuf de la grenouille ; elle est la seule forme de polyspermie connue jusqu'ici qui soit une véritable méthode d'analyse pour les questions qui nous occupent.

toses nucléaires, mesurée par l'écartement de leurs pôles, est plus courte de 1/5 environ dans l'énergide spermatique pure, que dans celle où l'amphimixie s'est pro-

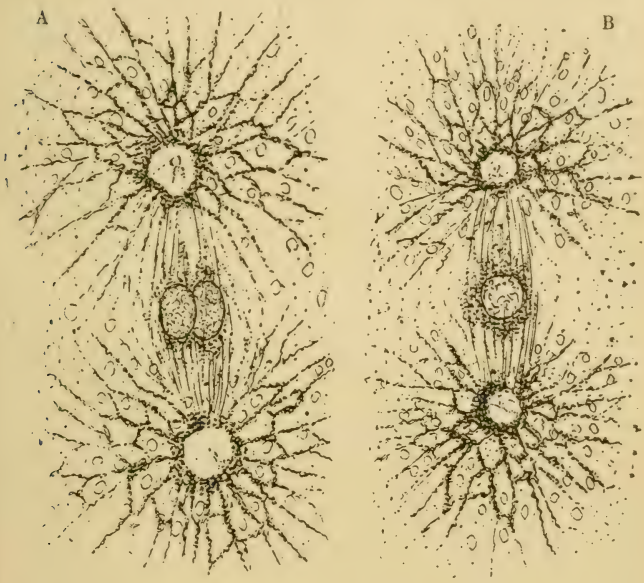

Fig. 25. — Œuf dispermique de *Rana fusca*. B : métaphase de la mitose dans l'énergide spermatique pure ; A : Même stade dans l énergide où le pronucleus femelle a copulé avec le noyau spermatique B est plus court que A.

(D'après M. Herlant)

duite (fig. 25). *Il y a donc une relation déterminée entre la longueur d'axe d'une mitose et la masse nucléaire à diviser*. Cette longueur est d'autant plus grande que la masse de chromatine est plus considérable, et dans l'œuf

dispermique — ou polyspermique — cette masse de chromatine s'évalue facilement par le nombre de chromosomes.

Rappelons qu'en 1912, Conklin, étudiant les figures caryocinétiques de la segmentation de l'œuf, avait déjà remarqué que dans une division nucléaire, la longueur du fuseau dépend du volume du noyau et du nombre des divisions antérieures ; or, ce dernier facteur est synonyme de volume du cytoplasme, attendu que dans la segmentation celui-ci diminue de stade en stade. Hinderer (1914) s'est rallié à cette manière de voir.

Seulement, dans les conditions d'observation où s'est placé Herlant, le volume cytoplasmique ne pouvait entrer en ligne de compte, puisqu'il est le même dans l'énergide amphimixique et dans l'énergide spermatique pure ; dès lors les différences observées relèvent exclusivement de la quantité de chromatine contenue dans les divers noyaux.

Il est à peine besoin de souligner la valeur de cette observation, qui nous met en droit de conclure que dans un œuf parthénogénétique, dont le noyau n'est non plus qu'un pronucleus — c'est-à-dire un demi-noyau — la longueur d'axe de la première figure de segmentation sera plus courte, aux mêmes stades, que dans un œuf fécondé. L'apport d'un pronucleus mâle dans la fécondation a donc pour résultat d'allonger, — dans une proportion d'autant plus notable que l'œuf est plus gros, — le champ de la figure caryocinétique, au moment de la première segmentation de l'œuf.

Or, des recherches antérieures, entreprises d'ailleurs dans un tout autre esprit, avaient permis à Teichmann, notamment, de dire que *la rapidité avec laquelle se forme*

le sillon de division CELLULAIRE *qui suit la métaphase nucléaire, et la profondeur qu'il acquiert sont, dans une certaine mesure, proportionnelles à l'écartement des pôles de la mitose.* Une conséquence de cette loi qui n'est, en somme, qu'une autre manière de la formuler est que : *plus l'axe d'une mitose est raccourci, plus son fuseau doit être rapproché de la surface de la cellule pour que la segmentation du cytoplasme, qui prend son point d'appui sur cette surface, puisse se faire en temps voulu.*

De cet ensemble de faits, HERLANT tire des conclusions très importantes au point de vue du mécanisme de la parthénogénèse expérimentale et de la fécondation. Dans la première, la mitose nucléaire est trop courte et trop profondément placée ; c'est pour cela que dans l'œuf des Amphibiens la piqûre seule, sans inoculation de sang ou de lymphe, est impuissante à provoquer une segmentation régulière ; c'est probablement pour cela aussi que, dans les méthodes de LŒB et de DELAGE, l'acide butyrique ou le tanin sont insuffisants. Pour que la première division d'un œuf puisse se faire dans de bonnes conditions, il faut, ou bien que la mitose qu'il est capable de former par ses propres moyens soit amenée à se rapprocher de la surface, ou bien qu'elle soit allongée par une intervention quelconque. La première éventualité, comme nous le verrons au chapitre V, est réalisée par le second temps dans la méthode de BATAILLON ; *la seconde l'est par la fécondation normale*, puisque le spermatozoïde, en doublant le volume du noyau, provoque l'allongement nécessaire.

Des faits aussi éloquents se passent de commentaires. Remarquons déjà, bien qu'on aura l'occasion d'y insister plus tard, qu'ils sont des points d'appui stables pour l'interprétation cytologique de la parthénogénèse expérimen-

tale. Mais surtout ils nous font comprendre la portée directe, immédiate, de la copulation des pronuclei dans la fécondation. Ainsi, même dégagée de toutes les considérations théoriques auxquelles elle a servi de base, la découverte d'Ed. Van Beneden surgit à nouveau au premier plan et reprend, à la lumière des lois générales de la mécanique cellulaire, la valeur explicative qu'un bon nombre de physiologistes avaient cru devoir lui refuser.

III. *Détermination sexuelle du produit de l'œuf fécondé.* — Malgré certains avis contraires, nous rangeons la détermination du sexe de l'individu qui se formera aux dépens de l'œuf fécondé, parmi les « actes » de la fécondation. Si le mécanisme qu'elle met en œuvre à cette fin reste encore obscur dans maints détails, si quelques faits invoqués laissent encore prise à la critique ou plutôt ne sont pas encore susceptibles d'être généralisés, l'opinion presque unanime des biologistes est que le sexe est déterminé dans l'œuf fécondé, comme il l'est dans l'œuf parthénogénétique au moment où son développement se met en marche.

Avant que les données cytologiques n'aient acquis la précision qu'elles ont aujourd'hui, l'idée d'une détermination sexuelle remontant à l'œuf avait été émise par plusieurs observateurs, comme étant la seule conclusion possible des faits qu'ils avaient eus sous les yeux.

C'est ainsi qu'en 1904 P. Marchal, dans ses remarquables recherches sur la polyembryonie des Hyménoptères parasites, constatant que chez *Encyrtus* et chez *Polygnotus*, tous les individus nés d'un même œuf sont du même sexe [1], y voyait très justement une preuve que l'œuf

[1] Les exceptions à cette règle qui figurent dans les tableaux publiés par Marchal ne sont qu'apparentes, ainsi que le fait remarquer

fécondé est sexuellement déterminé. La polyembryonie des tatous, étudiée dans ces dernières années par Fernandez (1909), puis par Newmann et Patterson (1910) a conduit à la même interprétation.

Caullery dans son livre récent sur la sexualité (1913), bien que faisant certaines réserves sur la valeur intrinsèque des bases cytologiques qu'on cherche à donner à la sexualité, croit cependant aussi qu'elle existe déjà dans l'œuf et généralement, sinon toujours, après qu'il a été fécondé. L'opinion de Caullery est à retenir parce qu'il se l'est faite après révision de l'ensemble du problème, et non pas, comme nous le ferons ici, en n'envisageant qu'un seul de ses aspects.

C'est aux cytologistes américains (Ed.-B. Wilson, Miss N.-M. Stevens, Sutton, Montgommery, Mac Clung, T.-H. Morgan, etc.) que l'on doit les principales observations sur le rôle que joue la composition nucléaire des gamètes dans la différenciation des sexes.

Pour que le lecteur puisse se faire une idée précise de la marche des choses, il est indispensable que notre description repose sur un exemple concret qui réalise le cas le plus simple, le plus clair et le plus facile à observer.

Si on étudie la spermatogénèse chez un Orthoptère, *Stenobothrus biguttulus* ou *Locusta viridissima*, par exemple [1], on constate que dans les spermatogonies, qui

l'auteur. En effet, un œuf d'Hyponomeute peut avoir été infecté deux ou plusieurs fois par l'*Encyrtus*, et dans une larve de Cécidomyie on peut trouver les produits de deux ou trois œufs de *Polygnotus*. En général, les individus nés des infections supplémentaires meurent, mais quelques-uns peuvent cependant survivre, et être aussi naturellement d'un autre sexe que les produits de l'infection principale.

[1] Nous choisissons ces deux exemples, non pas par raison de prio-

ont, ainsi que nous l'avons vu au chapitre II, la formule chromosomiale normale de l'espèce, le nombre des chromosomes qui entrent dans la constitution de la plaque équatoriale à chaque mitose est *impair* : il est de 17 chez *Stenobothrus*, de 29 chez *Locusta* (fig. 26). Dans ces espèces qui nous servent de types, les chromosomes sont

Fig. 26. — Plaque équatoriale dans une spermatogonie de *Locusta viridissima*. X = hétérochromosome.

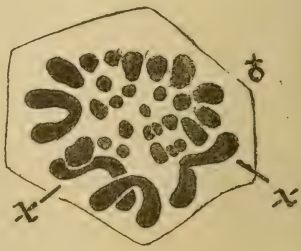

Fig. 27. — Plaque équatoriale dans une oogonie de *Locusta viridissima* X, X = hétérochromosomes.

(D'après O. L.-Mohr.)

nettement disposés par couples de même taille et de même forme (cf. fig. 26) ; celui qui n'a pas de partenaire (le 17e ou le 29e) se distingue donc très facilement ; il est grand et conformé un peu autrement que les autres (fig. 26 à 31, X.). On le désigne généralement sous le

rité ou à cause de leur netteté exceptionnelle, mais parce qu'ils ont été étudiés dans notre laboratoire : *Stenobothrus*, par P. Gérard et *Locusta*, par Otto Loüs Mohr. Ayant eu sous les yeux toutes les préparations, nous avons pu nous convaincre personnellement de l'exactitude de la description que ces deux auteurs en ont donnée.

nom d'*hétérochromosome* [1]. Après la dernière division spermatogoniale, lorsque les spermatogonies de dernière génération passent au stade de spermatocytes de premier ordre (voir chap. II), et pendant que la première division de maturation se prépare par l'appariement des huit ou des quatorze couples de chromosomes, l'hétérochromosome

Fig. 28. — Plaque équatoriale dans une cellule épithéliale du canal déférent chez *Locusta viridissima*. X = hétérochromosome.

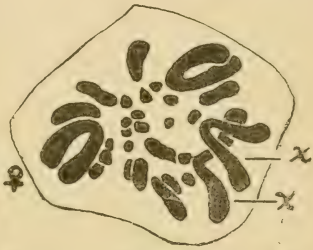

Fig. 29. — Plaque équatoriale dans une cellule épithéliale de l'oviducte chez *Locusta viridissima*. XX = hétérochromosomes. (D'après O. L.-Mohr.)

fait bande à part durant tous ces processus compliqués. On le retrouve très bien, au stade bouquet et pendant la période synaptique, occupant la périphérie de l'aire nucléaire et tranchant sur le reste par son isolement, sa forme en larme ou en bâtonnet, son aspect compact. Dans certains cas, notamment chez *Locusta*, il peut aussi, pendant cette période, se courber en anse.

Survient alors la première mitose de maturation, par laquelle chaque spermatocyte de premier ordre va se divi-

[1] Il porte aussi d'autres noms dans la littérature scientifique; nous employons le plus simple et le plus clair (E.-B. Wilson, 1911).

ser en deux spermatocytes de second ordre. Nous savons qu'à ce moment (voir page 73), les couples de chromosomes se dissocient, chacun des deux composants passant dans une des cellules-filles, de telle sorte que la réduction caryogamique se trouve effectuée.

Mais l'hétérochromosome, lui, gagne tout entier et directement l'un des pôles (fig. 32) et se mêle aux chromo-

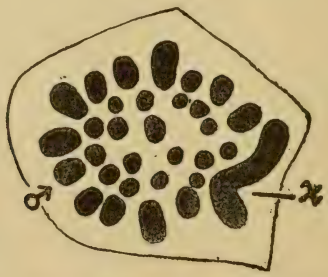

Fig. 30. — Plaque équatoriale dans une spermatogonie de *Leptophyes*. X = hétérochromosome.
(D'après O.-L. Mohr.)

somes de l'*un* des spermatocytes de second ordre. Celui-là contient donc, en réalité, chez *Stenobothrus* 9 chromosomes et 15 chez *Locusta*, tandis que son congénère en renferme respectivement 8 et 14. Et comme la seconde mitose de maturation qui aboutit à la formation des spermatides est équationnelle, chaque chromosome — y compris l'hétérochromosome — se fend en deux moitiés qui gagnent respectivement les pôles opposés et forment les noyaux des cellules-filles. Les spermatides, et par suite les spermatozoïdes, conservent par conséquent la formule chromosomiale du spermatocyte de second ordre dont elles proviennent (fig. 33 et 34) ; dès lors des quatre sperma-

tozoïdes issus d'une spermatogonie, deux possèdent un hétérochromosome en plus de la série des chromosomes ordinaires, et deux en sont dépourvus. *Il se forme donc dans le testicule de* LOCUSTA *et de* STENOBOTHRUS, *deux espèces de spermatozoïdes en nombre égal.* Dans l'une, les chromosomes qui entrent dans la constitution de la tête sont au nombre de 9 (8 + 1 hétérochromosome) chez

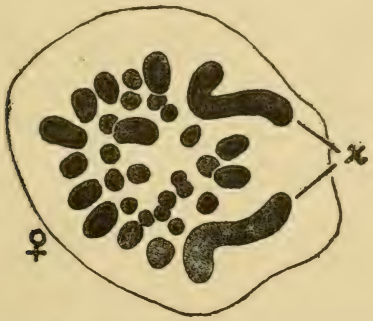

Fig. 31. — Plaque équatoriale dans une oogonie de *Leptophyes*. X = hétérochromosomes.
(D'après O.-L. MOHR.)

Stenobothrus et de 15 (14 + 1) chez *Locusta* ; dans l'autre ce nombre est respectivement de 8 et de 14.

Etudions maintenant l'oogénèse des mêmes animaux. Dans les oogonies on trouve toujours, dans la plaque équatoriale d'une mitose quelconque, 18 chromosomes chez *Stenobothrus* et 30 chez *Locusta* : *un de plus* que dans le sexe mâle, ce qui rétablit la parité du nombre.

Or, il est très facile de se convaincre, chez *Locusta* notamment où les dispositions sont d'une netteté remarquable (O.-L. MOHR), que le chromosome surnuméraire est

de même forme et de même taille (comparer fig. 26 et 27, X) que l'hétérochromosome des spermatogonies : il en est le partenaire [1]. Aussi pendant la période de petit accroissement de l'oocyte, pendant la formation du « bou-

Fig. 32. — Fuseau de la première division de maturation (réductionnelle) dans la spermatogénèse de *Locusta viridissima*. X = hétérochromosome, passant indivis à l'un des pôles.

(D'après O.-L. Mohr.)

quet », la phase synaptique et l'appariement des chromosomes, trouve-t-on régulièrement 15 anses bivalentes (*Locusta*). Il y aura par conséquent 15 éléments doubles,

[1] M. le Dr Mohr a bien voulu nous communiquer deux dessins extrêmement nets, montrant des dispositions analogues dans un autre Orthoptère, *Leptophyes punctatissima*, dont il vient d'achever l'étude (1915). Nous les reproduisons dans les figures 30 et 31. La figure 30 est la plaque équatoriale d'une spermatogonie, la figure 31 celle d'une oogonie : l'hétérochromosome de l'une (x) et les deux hétérochromosomes de l'autre, sautent aux yeux avec une évidence plus grande encore que chez *Locusta*. Nous croyons d'ailleurs devoir insister sur le fait que des images comme celles que nous reproduisons ne sont pas rares : il suffit pour les trouver d'avoir la patience de les chercher dans des préparations obtenues par une technique convenable.

épais et compacts dans la plaque équatoriale de la première mitose de maturation.

On n'a étudié jusqu'ici ni chez *Locusta*, ni chez *Stenobothrus*, la formation des globules polaires, mais si on tient compte des faits observés chez d'autres espèces, on peut affirmer, sans risque sérieux de se tromper, que

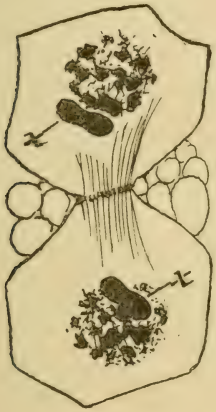

Fig. 33. — Deux spermatides de la série renfermant l'hétérochromosome (X) achevant de se séparer l'une de l'autre, chez *Locusta viridissima*.

Fig. 34. — Deux spermatides de la série dépourvue de l'hétérochromosome achevant de s'isoler, chez *Locusta viridissima*.

(D'après O. L. Moor.)

les composants de ces éléments doubles (15 chez *Locusta*, 9 chez *Stenobothrus*), se disjoindront lors de l'expulsion du premier et qu'ainsi la formule chromosomiale sera la même dans le globule polaire et dans l'oocyte de second ordre. La seconde mitose de maturation de l'œuf étant équationnelle comme dans la spermatogénèse et procé-

dant d'une division longitudinale de *tous* les chromosomes, il s'ensuit que cette formule sera maintenue à la fois dans l'œuf mûr et dans les trois globules polaires.

Il n'y a donc pas d'hétérochromosome dans l'oogonie, ou si l'on préfère il y en a deux, mais, point essentiel, *le dimorphisme n'existe pas dans les œufs*. Tous les pronuclei femelles comportent le même nombre de chromosomes.

Il est aisé de saisir les conséquences qu'aura le dimorphisme des spermatozoïdes opposé à l'uniformité des œufs. Quand chez *Locusta* un œuf est fécondé par un spermatozoïde à 15 chromosomes[1], le noyau de segmentation en contient 30 (15 ♀ + 15 ♂) : telle est, nous venons de le voir, la formule caractéristique des oogonies et dès lors tout nous autorise à croire que cet œuf, en se développant, donnera naissance à un individu du sexe femelle. C'est d'ailleurs ce que la figure 29 prouve péremptoirement ; elle représente une plaque équatoriale dans une cellule *épithéliale* de l'oviducte, et l'on voit qu'elle est complètement identique à la figure 27 qui a été prise dans l'ovaire et se rapporte à une oogonie.

Si, au contraire, l'œuf de *Locusta* reçoit un spermatozoïde de la série à 14 chromosomes, la formule du noyau de segmentation sera de 29 (15 + 14), nombre spécifique du sexe mâle. C'est lui que l'on trouve, en effet, dans la figure 28, qui reproduit très fidèlement la plaque équatoriale dans une cellule épithéliale du canal déférent[2] : elle paraît n'être qu'un décalque de la figure 26.

[1] Edm.-B. Wilson désigne les deux catégories de spermatozoïdes par les lettres X et Y, X étant celle où la formule chromosomiale est la plus complète.

[2] Toutes les figures que nous reproduisons ici sont des images *réelles* et n'ont rien de schématique.

La conclusion qui se dégage du cas simple et concret que nous avons choisi est que *même si l'œuf mûr a son sexe déterminé de par sa constitution, la fécondation le maintient ou le change, selon qu'elle est effectuée par l'une ou l'autre catégorie de spermatozoïdes.*

On ne peut le nier : cet ensemble d'observations que nous venons de résumer est très cohérent. Pour la première fois un fait clair, précis et encourageant, jette un peu de lumière dans le chaos des idées contradictoires et sans consistance par lesquelles on prétendait expliquer la différenciation des sexes.

Mais pour que l importance de ces constatations prenne tout son relief, un exemple, si frappant qu'il soit, est insuffisant. A côté de *Stenobothrus* et de *Locusta*, dont le choix était motivé par l'examen minutieux et convaincant que nous avons pu en faire nous-même, un bon nombre d'animaux offrent à l'observation des faits tout aussi démonstratifs [1]. Chez beaucoup d'Orthoptères, l'évolution des œufs et des spermatozoïdes est identique à celle que nous venons de décrire. On la retrouve ailleurs que chez les Insectes ; von Winiwarter (1912), dans un travail fort soigneusement documenté, vient de trouver dans le testicule *humain* un dimorphisme des spermatozoïdes fondé sur les mêmes bases.

Il est vrai que ce n'est pas toujours aussi simple. Il y a notamment des cas où le spermatocyte de premier ordre, au lieu de contenir un hétérochromosome, en renferme deux : un gros et un petit. Le dimorphisme spermatique consiste alors en ce qu'ils se disjoignent de telle sorte que

[1] On trouvera un exposé très complet et très clair de toute la question, dans un article récent de Edm.-B. Wilson (1911).

le gros passe dans une des moitiés des spermatozoïdes et le petit dans l'autre ; chez ces espèces l'œuf mûr n'en a jamais qu'un gros. Dans d'autres formes, c'est plus complexe encore : l'hétérochromosome peut être fragmenté, parfois même pulvérisé : ainsi chez l'*Ascaris lumbricoïdes*, il se compose de six petits éléments bien isolés (Edwards). Enfin d'autres variations existent encore, qui sont, il faut le reconnaître, d'une interprétation plus malaisée.

Toutefois, comme Edm. B. Wilson l'a établi avec une sagacité remarquable, plus on approfondit les observations, plus le dimorphisme spermatique apparaît général et constant, malgré la diversité des aspects qu'il affecte ; on doit même prévoir que cette diversité s'accentuera davantage encore, à mesure que les recherches se multiplieront et porteront sur des matériaux plus variés.

Une exception — la seule connue jusqu'ici — offre un intérêt particulier, parce qu'elle ouvre le champ à d'autres possibilités encore. Baltzer (1909) aurait constaté, chez l'Oursin, une seule espèce de spermatozoïdes mais par contre deux sortes d'œufs : le dimorphisme spermatique y serait donc remplacé par un dimorphisme oocytaire. Ce fait qui, à la vérité, demanderait encore à être vérifié est, dans la plus belle acception du terme, l'exception qui confirme la règle. L'avenir montrera peut-être qu'elle n'est pas la seule.

Nous devons enfin à T. H. Morgan (1909, 1912) et à von Baehr (1909) des observations de grande valeur et d'une telle précision qu'elles apportent dans le problème des causes cytologiques de la détermination du sexe, un argument qui a presque une valeur expérimentale.

On connaît le cycle vital des Phylloxériens et des

Aphidiens ; il est très clairement exposé dans les leçons de Henneguy (1904) sur les Insectes : après une série plus ou moins longue de reproductions parthénogénétiques, on voit apparaître des femelles qui pondent deux sortes d'œufs, parthénogénétiques aussi : des gros et des petits ; des premiers sortent des femelles, tandis que les seconds donnent naissance à des mâles. Mâles et femelles s'accouplent et ces dernières produisent des œufs appelés « œufs d'hiver », d'où naissent au printemps suivant des individus exclusivement femelles qui recommenceront le cycle.

Ce qui frappe dans cette alternance c'est, d'une part que les produits des œufs fécondés sont tous du même sexe, et que, d'autre part, la dernière génération parthénogénétique donne issue à la fois à des mâles et à des femelles.

En ce qui concerne le premier de ces deux points Morgan et von Baehr, respectivement chez *Phylloxera* et chez *Aphis*, ont constaté que dans le testicule du mâle il se forme effectivement deux espèces de spermatozoïdes, mais que *tous les représentants de la série dont la formule chromosomiale serait déterminante du sexe mâle, dégénèrent avant d'être utilisables*. Les causes de cette dégénérescence nous sont malheureusement inconnues, mais cela ne diminue en rien la valeur explicative du fait lui-même : la nature a détruit ici ce qui pourrait provoquer le sexe mâle dans l'œuf fécondé.

Nous allons revenir sur le second problème que soulève le cas des Phylloxeras : l'origine parthénogénétique d'individus sexués. Auparavant, nous examinerons quelle signification il y a lieu d'accorder aux faits que nous venons de relater.

Il faut se garder, avant tout, d'un écueil dangereux :

celui d'attribuer à l'hétérochromosome une *fonction* vraiment déterminante et de voir en lui la *cause* finale de la nature mâle ou femelle d'un œuf fécondé. En réalité, dans une spermatide comme ailleurs, la formule chromosomiale d'un noyau est strictement adaptée à la composition du cytoplasme qui l'entoure ; ainsi considérée, l'existence d'un hétérochromosome apparaît plutôt comme une conséquence que comme une cause.

L'exactitude de cette manière de voir est confirmée par l'étude cytologique des œufs parthénogénétiques de *Phylloxera* d'où naissent des mâles et des femelles. Nous savons qu il y en a de gros et de petits et que rien que leur volume permet de prévoir d'avance le sexe de l'embryon qui en sortira. Ces œufs ont atteint leur taille définitive avant toute maturation nucléaire et, au moment où leur croissance s'achève, ils ont tous deux la formule chromosomiale de leur mère. Mais Morgan a récemment montré (1912) que lors de la formation de l'unique globule polaire que ces œufs expulsent, les chromosomes se répartissent de telle sorte que la formule femelle, maintenue dans les gros, s'abaisse à la formule mâle dans les petits par le rejet d'un chromosome supplémentaire.

Or, puisque ce réglage n'a lieu que quand la composition cytoplasmique des œufs est devenue définitive, il est logique d'admettre qu'il existe entre ces deux actes une relation de causalité : ce ne sont pas les chromosomes qui fixent ici la destinée de l'œuf, c'est celui-ci qui se donne la composition nucléaire la plus adéquate à sa structure.

Nous ne pensons pas, nous non plus, que les chromosomes représentent des entités physiologiques, des organes réels à propriétés invariables et déterminatives. Leur apparition périodique, à des moments fixes de la vie cellu-

laire, la constance remarquable de leur nombre et de leur forme sont pour nous autant de manifestations des corrélations anatomiques et fonctionnelles existant entre le cytoplasme et le noyau. Le problème ainsi présenté nous semble d'un intérêt suffisant pour ne pas le compliquer en voulant subordonner l'un à l'autre, dans la cellule, le noyau et le cytoplasme.

C'est intentionnellement que nous revenons à nouveau sur cette idée que nous avons eu déjà l'occasion d'exprimer ; nous estimons que le scepticisme que certains biologistes, en France surtout, professent à l'égard des travaux traitant des chromosomes est fort injuste. Il faut savoir distinguer entre les exagérations des théories et les faits qui en sont les fondements, et si on est autorisé à rejeter les unes on n'a pas le droit de nier les autres ou de leur refuser tout crédit. Les chromosomes resteront longtemps encore l'un des meilleurs critériums de l'état d'activité d'une cellule et, dans le cas particulier qui nous occupe, ils ont permis de reculer le problème de l'origine des sexes jusqu'aux toutes premières phases de la formation des produits sexuels.

On a naturellement fait des objections à la « doctrine des hétérochromosomes ». L'une d'entre elles est d'ordre cytologique. Certains auteurs pensent que l'hétérochromosome n'est pas un véritable chromosome ; Henneguy notamment, qui l'un des premiers l'a vu et figuré chez les Insectes, le considère plutôt comme un nucléole, et il n'est pas seul de cet avis ; il est incontestable que certaines réactions tinctoriales permettent de le différencier : sous l'action des colorations doubles il ne se comporte pas toujours comme les chromosomes véritables. Mais cela dépend probablement de causes purement physiques ;

il se distingue, en effet, par un aspect plus compact, plus homogène, qui suffit à expliquer qu'un colorant une fois fixé sur lui tienne assez solidement pour qu'il soit difficile, sinon impossible, de le chasser pour le remplacer par un autre [1]. D'autre part, sa forme et son comportement général, quand on peut les étudier dans des cas aussi nets que *Locusta viridissima*, excluent selon nous toute interprétation qui tendrait à le différencier de la partie chromatique du noyau.

D'autres objections ont été soulevées à la suite d'observations expérimentales : R. Hertwig, puis Kuschakiewitz, entre autres, ont constaté que des œufs de grenouille dont on avait artificiellement retardé la fécondation et qui étaient donc dans un état de « surmaturation » donnent exclusivement, ou peu s'en faut, des mâles dans les expériences bien réussies.

Ce fait assurément remarquable nous paraît susceptible de plusieurs interprétations. Il est possible, et ceci ouvrirait un horizon nouveau dans la question de la détermination du sexe, que certains œufs, ou un même œuf aux divers états de sa maturation, attireraient une catégorie de spermatozoïdes de préférence à l'autre. Cette idée qui est venue à bien des auteurs (Morgan, etc.), n'a pas reçu jusqu'ici de consécration expérimentale ; elle ne doit cependant pas être rejetée car elle est fort plausible et éclaircirait maints points encore obscurs [2].

On a fait valoir enfin, que l'hermaphroditisme [3] s'expli-

[1] C'est le cas notamment pour la triple coloration de Flemming, safranine-violet de gentiane-orange.

[2] Voir pour cette question et celles qui s'y rattachent plus ou moins directement, le livre de Caullery sur la sexualité (1913).

[3] Nous n'avons en vue ici que l'hermaphroditisme normal et non tératologique.

quait très difficilement par le jeu des chromosomes dans les cellules sexuelles ; mais cet argument n'aura la valeur d'une objection véritable que le jour où les recherches cytologiques donneront une base stable à cette allégation. La vérité est plutôt que l'hermaphroditisme est encore actuellement inexpliqué ; des recherches récentes de Boveri (1911) et de Schleip (1911), encore trop incomplètes pour trouver place ici, laissent entrevoir les promesses qu'on peut attendre du concours de l'étude cytologique des produits sexuels dans certains cas d'hermaphroditisme [1]. A défaut d'une solution certaine,

[1] Voici, brièvement résumés, les résultats principaux obtenus par ces auteurs qui ont étudié la question simultanément et de façon indépendante. Chez Ascaris (Rhabditis nigrovenosa), une génération hermaphrodite vit en parasite dans le poumon de la grenouille. Il en sort des individus à sexes séparés qui mènent une vie libre ; la forme hermaphrodite provient des œufs fécondés de cette génération libre. On voit que ce cycle très spécial permet une étude fructueuse des causes cytologiques de l'hermaphroditisme.

Cette étude est malheureusement très difficile pour des raisons techniques ; néanmoins les faits suivants paraissent assez bien établis. Les mâles libres ont deux catégories de spermatozoïdes, les uns ont 6 chromosomes, les autres 5 : les femelles n'ont qu'une catégorie d'œufs, à 6 chromosomes. Les hermaphrodites sont toujours des femelles ; leur formule chromosomiale est 12. Donc il est très probable que les spermatozoïdes à 5 chromosomes avortent ou dégénèrent (comme chez les Phylloxeras et les Aphidiens). Mais la question importante est de savoir comment l'Ascaris hermaphrodite peut produire les deux catégories de spermatozoïdes (à 6 et à 5 chromosomes) nécessaires à la production des femelles et des mâles de la génération libre. C'est Schleip qui a fait, sur ce sujet, les observations les plus précises. Les spermatogonies ont 12 chromosomes, ou plutôt ont 10 chromosomes et 2 hétérochromosomes. Nous passons sur le mécanisme de la préparation à la réduction, qui se complique ici de la formation de « tétrades ». Le fait essentiel est celui-ci : lors de la

nous possédons au moins des indications sur l'orientation à donner aux recherches futures.

IV. *Apport de caractères paternels.* — L'apport de tendances héréditaires paternelles que fait à l'œuf le spermatozoïde, paraît être à première vue un phénomène si banal qu'il est à peine besoin, semble-t-il, d'en faire mention.

L'inégalité des potentialités évolutives des gamètes mâle et femelle ayant été démontrée antérieurement, le moment nous paraît venu d'entrer dans les détails et de préciser la qualité de l'apport héréditaire de chacun des deux progéniteurs.

Dans le développement de tout individu, deux groupes distincts de tendances héréditaires interviennent : les unes constituent dans leur ensemble l'*hérédité générale*, les autres peuvent être réunies sous le nom d'*hérédité spéciale* ou plus exactement encore, *personnelle*. Cette distinction, qui est loin d'être neuve, n'a trouvé cependant utilement son application que dans ces dernières années (Delage, Schreiner, Conklin, Godlewski, Morgan, Brachet, Herlant, etc...).

L'hérédité générale, c'est l'ensemble des causes, des

première mitose de maturation (division du spermatocyte de 1er ordre en deux spermatocytes de 2e ordre) les 12 chromosomes se répartissent dans les deux cellules-filles, de telle façon que l'une d'entre elles en reçoit 6 qui entrent dans la composition de son noyau, tandis que l'autre n'en reçoit que 5 ; le 12e chromosome, ou bien est éliminé au moment de la séparation des cellules et reste dans le corpuscule intermédiaire, ou bien dégénère dans le cytoplasme qui le contient. Le résultat est, en tous cas, atteint : les deux catégories de spermatocytes se sont formées, à la suite du rejet du chromosome en trop. Un des faits les plus intéressants de cette évolution est le caractère femelle de l'hermaphrodite. Il a très probablement une portée générale.

facteurs et des lois grâce auxquels un œuf fécondé donne naissance à un individu de l'espèce à laquelle il appartient. Sa composition, les rouages de son mécanisme le contraignent à deux éventualités seulement : évoluer régulièrement ou mourir. Cette partie essentielle du patrimoine héréditaire, cette aptitude à édifier un organisme nouveau suivant des lois définies, l'œuf la possède, alors que tous les faits connus jusqu'ici concourent à prouver que le spermatozoïde en est dépourvu (voir chapitre III). Lorsque nous étudierons plus tard les manifestations dynamiques de la fécondation, les localisations germinales, la signification de la segmentation, nous nous efforcerons d'analyser dans l'œuf le substratum de cette hérédité générale et les premières manifestations de son activité.

Quant à l'hérédité spéciale, elle comprend ce qui, dans chaque œuf en particulier, vient s'adjoindre à l'hérédité générale ; elle est véritablement, si l'on nous permet l'expression, une « tournure personnelle » de l'hérédité. C'est elle qui donne au développement de chaque individu, ou plutôt des individus nés des mêmes parents, un cachet propre, tantôt facile à déceler, tantôt indistinct au contraire [1]. L'hérédité générale et l'hérédité spéciale ne se superposent pas ; aucun conflit ne surgit jamais entre elles et la seconde n'est, en somme, qu'un cas spécial de la première.

C'est donc à tort qu'on a limité aux premières phases seulement du développement de l'œuf l'action de l'hérédité générale, qui progressivement céderait le pas à l'héré-

[1] K. Peter a consacré à l'étude de ces variations une série de travaux où sont rassemblés un certain nombre de faits intéressants (1909-1911). L'exactitude de la notion que nous voulons souligner s'en dégage avec une parfaite clarté.

dité spéciale ; celle-ci imprime son cachet personnel dès l'origine, provoquant des différences certes toujours minimes, mais néanmoins réelles, ainsi qu'on va le voir ; on peut même affirmer sans exagération que, surajoutée à l'influence du milieu, principal facteur des variations individuelles, la « tournure spéciale » de l'hérédité générale, comme nous le disions plus haut, a joué un rôle capital à toutes les étapes de l'évolution des organismes.

Ces prémisses étant posées, il est aisé de concevoir que dans le développement d'un œuf fécondé, *l'apport héréditaire du spermatozoïde n'a d'action que sur le côté spécial de l'hérédité* [1].

Il nous est possible d'apprécier l'intensité de ce pouvoir par l'hybridation, dans laquelle le spermatozoïde donne son maximum de rendement. Judicieusement combinés, les croisements entre espèces voisines ont montré que le spermatozoïde étranger n'a de prise que sur les derniers stades de l'ontogénèse et que son action ne porte que sur des caractères particuliers. Entre espèces éloignées où les résultats seraient spécialement aptes à nous éclairer, l'hybridation ne donne malheureusement rien, soit que la fécondation ne soit pas réalisable, soit que l'œuf évolue suivant le type purement maternel.

D'autres faits, plus suggestifs en même temps que moins connus, mettent mieux en vedette l'influence spécifique et très précoce du spermatozoïde dans la marche des processus ontogénétiques normaux.

[1] L'espace nous étant limité, nous ne pouvons malheureusement entrer dans de plus longs détails sur ce sujet, ni confronter les points de vue des divers auteurs qui s'en sont occupés. Il y a de nombreux points de contact entre les idées développées ici et celles de Delage, Boveri, Conklin, Godlewski, Schreiner, etc...

Si on répartit les œufs d'une même femelle de *Rana fusca* en quatre lots égaux, placés dans la même quantité d'eau et à la même température, et si on féconde ces lots par quatre mâles différents, en prenant le sperme dans des vésicules séminales bien turgescentes, on constate que les quatre lots, au lieu d'entrer en segmentation synchroniquement ou en un temps variant de 2 à 3 minutes, présentent entre eux des écarts qui peuvent atteindre 25 à 30 minutes [1].

Cette expérience très simple prouve que les œufs d'une même grenouille ne réagissent pas avec la même vitesse vis-à-vis des spermes de mâles différents. Elle nous permet, par suite, de reconnaître et de mesurer le premier caractère vraiment spécifique qu'on peut attribuer à l'influence paternelle. On objectera peut-être que cette constatation n'a rien de commun avec l'hérédité ; à quoi nous répondrons que cela dépend de la définition qu'on en donne ; or celle-ci doit être très large, sous peine d'être incomplète et de n'embrasser qu'une partie des faits. Tout ce que le spermatozoïde produit de spécifique est en somme un apport paternel et, à notre sens, le retard ou l'avance dans la segmentation d'un œuf a exactement la même valeur que la coloration des poils, par exemple, ou la forme d'un appendice : c'est un « caractère » pour employer un terme commode et on n'a pas le droit de limiter arbitrairement le sens qu'il faut attacher à ce mot [2].

[1] Nous avons fait cette expérience en 1907 et nous l'avons répétée de nombreuses fois, mais elle était restée inédite jusqu'ici.

[2] Newman (1910) a également constaté que dans les croisements entre deux espèces de *Fundulus*, l'influence du mâle peut se faire sentir dès la première segmentation de l'œuf par un changement dans la vitesse de séparation des deux blastomères. On pourrait trouver dans la littérature scientifique d'autres exemples analogues.

La polyspermie expérimentale, telle qu'elle se présente

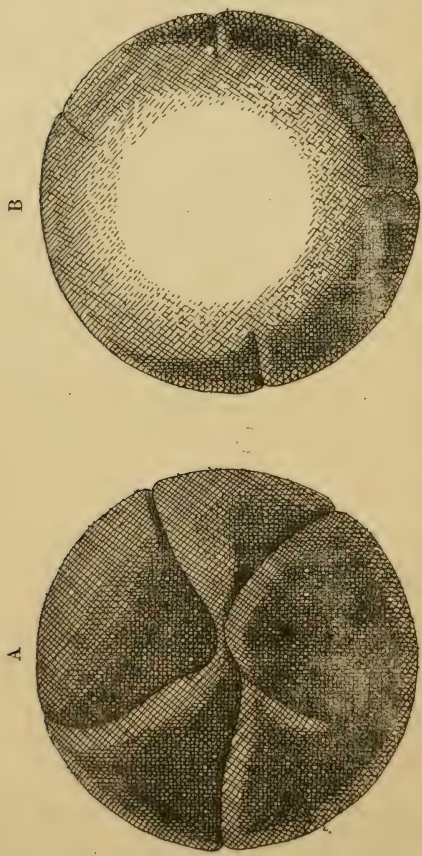

Fig. 35. — Œuf de *Rana fusca* pentaspermique divisé d'emblée en cinq blastomères. A, vu par son hémisphère supérieur ; B, vu par son hémisphère inférieur ; vers le haut, le croissant qui est aussi net que le permet le mode de reproduction de la figure. (D'après A. Brachet.)

dans l'œuf de *Rana fusca*, révèle aussi l'existence, à des stades plus avancés du développement, des propriétés per-

sonnelles des spermatozoïdes. Ses résultats, bien qu'indirects et d'une valeur plutôt déductive, n'en sont pas moins curieux.

Nous savons déjà qu'il peut se former dans l'œuf polyspermique de 2 à 10 ou 15 énergides spermatiques bien individualisées, dont chacune contient un pronucleus mâle en son centre ; dans une seule d'entre elles ce pronucleus a copulé avec le pronucleus femelle pour former un unique noyau amphimixique. On se rappellera aussi qu'au moment de la segmentation, tous les noyaux se divisent synchroniquement, et le cloisonnement cellulaire qui succède a pour résultat, quand la polyspermie ne dépasse pas les limites que nous avons indiquées, de découper l'œuf en un nombre de blastomères égal à celui des spermatozoïdes entrés (v. fig. 35). Chaque blastomère contient, naturellement, deux noyaux et deux centrosomes, (Cf. fig. 24), mais à mesure que la segmentation se poursuit, et par l'application de lois très simples de la mécanique cellulaire dont l'énoncé nous écarterait trop de notre sujet, cette anomalie disparaît ; dans les cas bien réussis, dès le stade blastula toutes les cellules sont devenues uninucléées (Brachet, 1910, Herlant, 1911). Une blastula de ce genre peut très bien continuer à vivre sans anomalie appréciable ; un embryon se forme, qui éclot et donne naissance à un petit têtard en apparence bien conformé (fig. 36 et 37).

Néanmoins un têtard issu de polyspermie est toujours voué à la mort avant sa métamorphose, et sa fin survient d'autant plus promptement que la polyspermie était plus accentuée. Un têtard pentaspermique ne peut guère survivre que 10 jours à son éclosion (Brachet), tandis qu'Herlant a pu élever pendant 3 mois un têtard né d'un

œuf dispermique et qui avait atteint à ce moment une taille considérable.

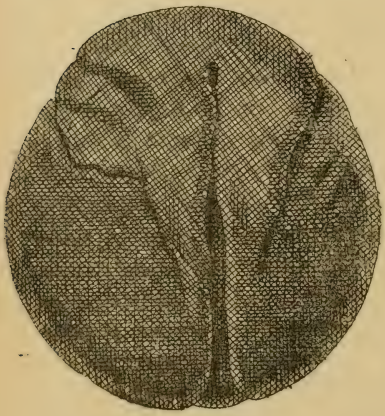

Fig. 36. — Embryon de *Rana fusca* provenant d'un œuf polyspermique et montrant les ébauches cérébrale et médullaire tout à fait normales.

Fig. 37. — Têtard de *Rana fusca* âgé de 10 jours, provenant d'un œuf polyspermique

(D'après A. Brachet.)

En tous cas, tôt ou tard, l'allure de la larve jusqu'alors bien portante trahit des troubles fonctionnels qui s'exagèrent rapidement, et la mort survient souvent en très peu de jours, précédée d'altérations anatomiques diverses.

Pourquoi cette mort inévitable après un développement qui n'offre aucune anomalie ? pourquoi ces troubles fonctionnels dans des larves dont la structure ne diffère de la normale que par la composition nucléaire de leurs cellules ?

Deux causes, qui se dégagent de l'observation attentive des faits, nous fourniront une explication satisfaisante : la première est d'ordre cytologique, la seconde, qui nous intéresse plus spécialement, d'ordre physiologique [1].

Il résulte de l'allure même qu'affecte la polyspermie expérimentale chez *Rana fusca*, que dans un embryon ou une larve di-tri-ou polyspermique [2], la moitié, le tiers, ou un segment du corps d'autant plus réduit que la polyspermie était plus forte, sont composés de cellules à noyau normal puisqu'ils proviennent de l'énergide où s'est faite

[1] Il est à remarquer que les larves dispermiques d'Oursin, étudiées par Boveri (1907), meurent tout aussi régulièrement. Seulement, sauf dans les cas appartenant à ce que l'auteur appelle le *Doppelspindeltypus* et qui sont complètement analogues aux œufs dispermiques de grenouille étudiés par Herlant, les causes de la mort sont tout à fait différentes Dans les œufs dispermiques d'Oursin des types triaster et tétraster, les *deux* noyaux spermatiques copulent avec le pronucleus femelle ; la première mitose est alors tri- ou tétrapolaire, et chaque pôle entraînant à lui un nombre différent de chromosomes, la composition nucléaire des premiers blastomères est hétérogène et elle le reste dans leurs dérivés. La cause de la mort de ces larves réside sûrement dans cette hétérogénéité, mais elle peut être interprétée de diverses façons ; Boveri l'attribue essentiellement à des différences non seulement quantitatives, mais aussi qualitatives de la formule chromosomiale des trois ou des quatre territoires qui composent la larve.

[2] Quand la polyspermie est assez faible pour ne pas entraîner des troubles trop graves ; il ne faut pas qu'il ait pénétré plus de 10 ou 15 spermatozoïdes.

la copulation des deux pronuclei (Voir page 124), tandis que les cellules de toutes les autres parties du corps n'ont que des demi-noyaux, provenant des pronuclei spermatiques supplémentaires. Ce fait s'observe clairement sur les coupes, où la mensuration des noyaux dans les diverses régions se fait sans peine. Cette différence dans le

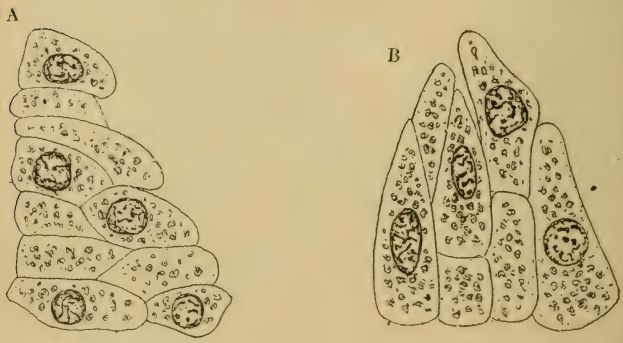

Fig. 38. — Deux groupes de cellules des ébauches musculaires pris dans un même embryon de *Rana fusca* polyspermique. A vient de la zone à noyaux exclusivement spermatiques ; B, de la zone à noyaux amphimixiques.

(D'après A. Brachet.)

volume des noyaux entraîne une différence correspondante dans la quantité de cytoplasme qui les entoure et, par conséquent, dans la taille des cellules (fig. 38). C'est là, soit dit en passant, une application fort remarquable de la loi formulée par Boveri et surtout par R. Hertwig, qui établit dans toute cellule un rapport défini entre la quantité de chromatine que contient un noyau et le volume du cytoplasme (Kernplasmarelation de R. Hertwig).

Un embryon de grenouille polyspermique est donc tou-

jours bâti sur deux mesures : une partie du corps est formée de grandes cellules à noyaux volumineux — ce sont les cellules normales de *Rana fusca*, — le reste étant composé d'éléments notablement plus petits (fig. 38). Quand commence la différenciation en organes et en tissus, on observe, avec une clarté qui exclut tout doute, que les différences se maintiennent dans leur intégralité : un têtard dispermique, par exemple, a dans une de ses moitiés des cellules musculaires, des cellules nerveuses, etc., de taille normale, tandis que dans l'autre moitié, elles sont de dimensions sensiblement plus réduites [1]. Dans une larve trispermique, $^1/_3$ du corps seulement sera normal, dans une autre, pentaspermique, il n'y en aura que $^1/_5$, et ainsi de suite.

Il est évident qu'un organisme ainsi constitué se trouvera dans des conditions physiologiques défectueuses, qui entraîneront inévitablement sa mort prématurée, l'harmonie indispensable à un bon fonctionnement de ses organes faisant défaut. Toutefois, si la mort des larves polyspermiques ne relevait pas d'autres causes, la survie serait d'autant plus longue que la polyspermie aurait été plus accusée, puisqu'alors l'uniformité cytologique s'étendrait à des parties progressivement plus étendues du corps : un têtard dispermique est, par moitié, formé de grandes et de petites cellules ; par contre un têtard issu d'un œuf fécondé par 10 spermatozoïdes est, pour les $^9/_{10}$, régulièrement constitué de petites cellules à petits noyaux : ses organes devraient donc mieux fonctionner.

Or, nous le savons, c'est le contraire qui s'observe :

[1] Le volume est probablement moitié moindre, mais on comprend qu'il est impossible de donner des chiffres ayant une valeur absolue.

plus la polyspermie est intense, plus la mort est précoce; il n'y a de cela qu'une interprétation plausible à donner : la fragilité de la larve est la conséquence d'une hétérogénéité de constitution de plus en plus grande, dissimulée sous une uniformité histologique progressivement plus parfaite. Selon toute apparence, cette hétérogénéité est due au conflit entre les menues propriétés personnelles des multiples spermatozoïdes ; elles suscitent au sein de la larve des tendances si diverses qu'il en résulte une désharmonie incompatible avec un fonctionnement bien coordonné de tous les organes.

Cette déduction est particulièrement séduisante, parce qu'elle nous fait saisir sur le vif le moment précis où les influences spécifiques des spermatozoïdes commencent à produire des effets qui deviendront, chez l'adulte, autant de caractères individuels différents. En effet, au cours de la segmentation, de la gastrulation, de la fermeture du blastopore et de la formation des organes axiaux de l'embryon, processus qui consistent surtout en des mouvements d'ensemble, des déplacements en masse de cellules ou des proliférations en zones étendues, l'œuf de grenouille polyspermique se développe normalement.

Mais quand débutent les opérations plus délicates et plus compliquées de l'organogénèse et de l'histogénèse, quand en d'autres termes, au développement des formes succède le travail de différenciation par lequel l'ontogénèse entre dans le détail des structures cytologiques, alors l'influence héréditaire paternelle qui ne porte elle-même que sur le détail de l'hérédité, fait sentir son action ; dans l'œuf polyspermique les tendances apportées par chaque spermatozoïde se contrarieront d'autant plus

que ceux-ci auront été plus nombreux et la mort de l'embryon en sera plus hâtive.

Nous croyons pouvoir nous en tenir, en ce qui concerne l'apport héréditaire paternel dans la fécondation, aux faits que nous venons de relever et aux conclusions que nous en avons tirées. Non pas que le sujet soit épuisé : nous n'avons fait que l'effleurer ; mais il importait moins pour le but que nous avons en vue de décrire les aspects multiples dans lesquels s'extériorise chez l'adulte l'hérédité paternelle, et les « règles de préférence » qu'elle suit en général à cet effet, que de saisir le moment où elle exerce son action et de délimiter exactement son domaine. Nous croyons y avoir réussi dans la mesure où le permet l'état encore fragmentaire de nos connaissances.

Nous n'avons pas cru nécessaire, au cours de notre exposé, d'employer les expressions « plasma germinatif », « idioplasme », ou toute autre plus ou moins analogue, empruntée au langage de Weissmann, de Nageli, d'O. Hertwig et d'autres théoriciens de l'hérédité. De même, il nous a paru inutile de discuter la question de savoir si ces substances qui seraient, comme on dit, le support matériel des tendances héréditaires, sont représentées par la chromatine des chromosomes ou par les mitochondries du cytoplasme. Ainsi que nous l'avons déjà dit plus haut, nous pensons avec Delage, Conklin, Godlewski, Prenant et bien d'autres, que l'hérédité n'a pas un substratum morphologique unique, pas plus qu'il n'existe, dans les cellules sexuelles ou autres, de substance dont elle est l'attribut spécifique [1]. L'hérédité trouve son

[1] Dans un article très intéressant, paru depuis la rédaction de ce

expression tout entière dans la composition physique et chimique des cellules. Elle se manifeste dans tous les actes de la vie, depuis la fécondation jusqu'à la mort, par le cachet spécial qu'elle leur imprime dans chaque espèce ou même dans chaque individu. Toutes les parties de l'œuf sont nécessaires pour qu'il déroule harmonieusement les potentialités qu'il contient ; toutes les substances y jouent leur rôle, qu'elles se trouvent à l'état d'organes ou d'organites (noyau, mitochondries, etc.), ou à l'état de solution ordinaire ou colloïdale.

Quelques auteurs récents, peu nombreux d'ailleurs (Meves, Duesberg), ont cru trouver dans les mitochondries un substratum matériel des tendances héréditaires supérieur aux chromosomes du noyau. Le lecteur, après ce qui a été dit, comprendra que nous n'abordions même pas la discussion de cette nouvelle théorie ! Nous dirons cependant que si, un jour, les progrès de la science rendaient nécessaire une localisation de l'hérédité dans une partie déterminée de la cellule, il ne faudrait songer aux mitochondries qu'après avoir exclu les autres éléments constitutifs du protoplasme. Car, comme l'a très justement dit Prenant, qui est cependant un des parrains des mitochondries, celles-ci sont quelque chose d'intermédiaire entre le protoplasme véritable, amorphe, mélange plus ou moins complexe de colloïdes, et les élé-

livre, T.-H. Morgan (1915), envisageant dans son ensemble le mécanisme de l'hérédité, et spécialement du « sex-linked inheritance », se rallie à la théorie qui localise les tendances héréditaires dans les chromosomes. Le lecteur qui a suivi notre exposé sait que nous ne doutons pas non plus qu'ils ne jouent un rôle à ce point de vue ; mais pour nous, ce rôle est limité aux caractères individuels et il n'y a pas de désaccord fondamental entre cette idée et celles de Morgan.

ments histologiquement structurés qui en dérivent, qu'ils soient du deutoplasme, de la substance musculaire ou tout autre chose ; PRENANT qui, antérieurement, rangeait l'ergastoplasme et les mitochondries dans ce qu'il avait appelé le *protoplasme supérieur*, conclut, en 1910, qu'elles font partie d'un protoplasme « plutôt inférieur ».

Nous terminerons cette digression en répétant que l'hérédité, pour l'embryologiste, c'est l'ensemble de *toutes* les propriétés de l'œuf fécondé ; son substratum, c'est *tout* ce qui participe à leur réalisation : le deutoplasme « banal » y joue un rôle qui est loin d'être négligeable et il doit, lui aussi, être considéré comme un des rouages du mécanisme de l'hérédité.

Cette conception des choses est forcément plus vague que les théories basées sur l'existence d'un support matériel spécifique, mais elle nous paraît beaucoup plus profitable pour l'avenir de la science [1]. Elle a le grand avantage de ne pas supprimer, en lui donnant une solution artificielle et invérifiable, un problème parfaitement accessible à la recherche analytique ; elle a, en outre, le mérite non moins précieux d'indiquer la voie dans laquelle cette recherche semble devoir aboutir. Que de

[1] Aussi n'est-ce pas sans un certain étonnement qu'on lit dans un long travail où DUESBERG a fort bien résumé les innombrables recherches publiées dans ces dernières années sur les mitochondries, qu'une semblable façon de comprendre le mécanisme de l'hérédité est tout à fait infructueuse ! DUESBERG paraît être de ceux qui pensent que l'hérédité ne peut être étudiée utilement qu'à la condition de la colorer au préalable par l'hématoxyline ou par le krystall violet. Quel que soit le charme des préparations histologiques bien réussies, si l'observateur veut les utiliser en vue de la solution de problèmes généraux, il doit consentir à en détacher ses regards pour mieux concentrer sa pensée.

temps perdu et que de labeur et d'intelligence inutilement dépensés dans ce splendide domaine de l'hérédité, du fait de questions mal posées et de l'atmosphère de mystère dont a été enveloppé le mot lui-même !

V. *Manifestations dynamiques de la fécondation.* — Rappelons que nous groupons sous cette dénomination l'ensemble des changements grâce auxquels le système statique qu'est l'œuf mûr, fait progressivement place au système dynamique qu'est l'œuf fécondé ; ce qui peut s'exprimer aussi en disant que c'est la réaction totale de l'œuf à l'excitation fonctionnelle produite sur lui par la pénétration d'un spermatozoïde.

Cette définition indique assez par elle-même que plusieurs des phénomènes déjà étudiés antérieurement rentrent dans le cadre des manifestations dynamiques : achèvement des mitoses de maturation, rétraction de l'œuf, expulsion du liquide périvitellin, transformation du cytoplasme qui acquiert la propriété de s'irradier en une énergide autour d'un centrosome, ou même d'un autre élément figuré.

Nous connaissons la signification de ces processus ; c'est par eux que l'œuf sort de son état de semi-asphyxie, qu'il règle sa tension osmotique, qu'il libère les déchets de son métabolisme antérieur en se mettant en rapport plus intime avec son milieu extérieur, qu'il se préserve enfin de la polyspermie.

Mais il est une autre manifestation dynamique que la fécondation provoque et dont l'importance est primordiale ; c'est un remaniement complet dans la répartition des substances et dans la localisation des énergies contenues dans l'œuf : il nous occupera tout spécialement ici.

Nous avons déjà vu que la réaction de l'œuf vis-à-vis

de l'agent fécondant, n'est possible qu'à la condition expresse que la maturation cytoplasmique soit achevée. Or, on se rappelle qu'à ce moment la maturation *nucléaire* peut n'en être qu'à ses débuts ; aussi arrive-t-il souvent que certaines des manifestations dynamiques que nous attribuons à la fécondation coïncident, chronologiquement, avec les dernières étapes de la réduction chromatique de l'œuf. Il y a alors un empiètement de la fin de la maturation sur les débuts de la fécondation ; les deux processus chevauchent et il est parfois difficile de discerner la part prise par l'œuf dans les dernières manifestations de son énergie, et celle qui revient à l'action spécifique et exclusive du spermatozoïde.

C'est pour cette raison que plusieurs auteurs (Edm.-B. Wilson, Conklin, Driesch, Boveri, etc.), considèrent comme relevant de la maturation, des actes que, personnellement, nous rangeons dans les manifestations dynamiques de la fécondation.

En réalité, chaque cas doit être examiné en particulier. Il y a, s'il est permis de s'exprimer ainsi, des œufs qui doivent être plus fortement fécondés que d'autres, et l'idée qu'évoque cette phrase fait immédiatement comprendre qu'il peut y en avoir qui n'ont plus besoin de l'être du tout : ces œufs se développent alors par parthénogénèse naturelle.

Il est donc nécessaire, pour que notre interprétation des faits se dégage clairement, que nous choisissions pour l'étude analytique des manifestations dynamiques, un cas où elles s'offrent à l'observation dans toute leur ampleur. Mais auparavant, il ne sera pas inutile de bien fixer les données du problème ; l'exposé en deviendra plus facile et plus aisément intelligible.

L'œuf fécondé n'est pas une masse de protoplasme et de deutoplasme mélangés de façon quelconque et soumis seulement à l'action de la pesanteur. A l'examen purement descriptif on y distingue déjà des régions ou territoires, dont les potentialités effectives ne sont pas identiques, tout en étant étroitement coordonnées ; il a, pour employer l'expression d'Ed.-B. Wilson, des *localisations germinales*. Le développement, qui consiste essentiellement dans le déroulement harmonieux des propriétés ontogénétiques de ces territoires, est donc une *évolution*, ce terme étant entendu, naturellement, dans son acception moderne [1]. On peut dire aussi que l'œuf, envisagé de ce point de vue, est une mosaïque de potentialités qui ont leur siège et leur substratum dans les localisations germinales.

Au début de son développement, l'œuf, en se segmentant, se divise en cellules (*blastomères*) de plus en plus nombreuses et plus petites. Tant qu'il ne se produit aucun déplacement notable des blastomères formés, on doit considérer la segmentation comme équivalant à un simple découpage, et chaque blastomère, en vertu des localisations germinales de l'œuf, a sa destinée fixée par sa composition propre. L'expérience prouve même, et nous aurons à revenir sur ce point, que ce découpage de l'œuf peut se faire tout autrement que ne l'exigent les lois normales de la segmentation, sans que le résultat final du développement en soit altéré.

L'étude *exclusivement descriptive* a donc ce résultat essentiel qu'elle permet de tracer ce que l'on appelle le lignage cellulaire [2], c'est-à-dire de faire remonter jusqu'à

[1] Voir sur les acceptions anciennes et modernes de l'évolution et de l'épigénèse, l'*allgemeine Physiologie* d'O. Hertwig.

[2] Nous traduisons ainsi le terme anglais : cell lineage, employé par

l'un des premiers blastomères, voire jusqu'à une région de l'œuf fécondé, la généalogie des cellules composant dans la larve un organe ou un groupe d'organes. Les travaux de ce genre sont déjà nombreux et, malgré le labeur souvent considérable qu'ils exigent, il serait fort désirable de les voir se multiplier plus encore dans l'avenir.

Le lignage cellulaire a été déterminé avec une rigueur très remarquable chez des Echinodermes, des Annélides, des Némertiens, des Planaires, des Mollusques, des Tuniciers. A une époque déjà éloignée, Whitmann, chez la Clepsine, et Ed. Van Beneden et C. Julin chez les Ascidies, en avaient jeté les bases ; des travaux fort importants ont été récemment publiés sur ce sujet par Edm.-B. Wilson, 1892, Conklin, 1897, 1905, Boveri, 1901, Robert, 1902, F.-R. Lillie, 1906, F.-M. Surface, 1907, etc.

Il serait encore prématuré d'affirmer que des localisations germinales existent dans les œufs de tous les Métazoaires ; elles semblent faire défaut chez les Méduses (Zoja, 1895) et chez quelques vers fortement dégradés par le parasitisme (Halkin). Mais ces exceptions pourraient bien être plus apparentes que réelles et il serait utile de les contrôler rigoureusement.

Il arrive parfois, et c'est le cas notamment chez des Tuniciers, des Mollusques, des Amphibiens, chez l'Oursin *Strongylocentrotus lividus*, que les localisations germinales s'extériorisent à nos yeux par des pigmentations, des variations de coloration, etc. ; celles-ci constituent de précieux indices pour l'observateur. Mais alors même qu'elles font défaut, il y a dans tous les œufs deux caractères fondamen-

les embryologistes américains, auxquels on doit de nombreux travaux qui se rapportent à ce sujet.

taux qui ne peuvent relever que de l'existence de localisations : ce sont la polarité et la symétrie bilatérale [1].

Antérieurement déjà, nous avons dit un mot de la polarité : toujours très précoce, on peut en faire remonter l'origine jusqu'à l'oogonie, ou tout au moins jusqu'au jeune oocyte de premier ordre [2]. Quoi qu'il en soit, dans l'œuf mûr ou fécondé, elle apparaît toujours visiblement : il y a, en règle générale, un pôle supérieur ou animal ou encore embryonnaire et un pôle inférieur ou végétatif [3] : le premier est moins riche en deutoplasme que le second. Dans certains œufs alécithiques, où la polarité semble absente à l'observation directe, elle se manifeste dès les premières phases de la segmentation et est tout aussi déterminative que dans les autres œufs.

La symétrie bilatérale est due à ce que, dans l'œuf fécondé, les localisations germinales sont régulièrement réparties à droite et à gauche d'un plan passant par les pôles. S'il est des œufs, comme ceux de *Rana fusca* et de certaines Ascidies, où la symétrie bilatérale apparaît d'emblée au simple examen extérieur, il en est d'autres,

[1] On voit que les localisations germinales ainsi comprises traduisent jusqu'à un certain point ce que His appelait les *zones organogènes* et correspondent mieux encore à la *precocious segregation* de Ray Lankester et d'Ed. Van Beneden.

[2] Voir à ce sujet un travail récent de Jenkinson sur l'œuf d'Oursin (1911).

[3] Les mots supérieur et inférieur indiquent la position que prend l'œuf sous l'influence de la pesanteur. Ils sont généralement synonymes d'animal et de végétatif, parce que le deutoplasme est plus lourd que le protoplasme. La polarité existe aussi dans les œufs centrolécithiques, mais n'est pas toujours en rapport avec la forme extérieure de l'œuf.

par contre, ceux des Echinodermes par exemple, où l'expérience seule parvient à la déceler.

Son existence, dans l'œuf fécondé, a une incontestable portée, et nous en parlerons longuement plus tard ; l'idée s'impose à l'esprit, en effet, qu'elle est sous la dépendance de la grande loi de symétrie bilatérale qui domine toute l'organisation des Métazoaires. A ce seul titre, le temps et le labeur que les biologistes lui ont consacré seraient amplement justifiés.

Nous n'aborderons que plus tard l'étude analytique des localisations germinales et de la symétrie bilatérale ; nous tenterons alors de dégager leur véritable signification biologique ainsi que le sens de l'expression de « mosaïque de potentialités » par laquelle on cherche, parfois, à définir le caractère qu'elles impriment au dynamisme de l'œuf fécondé. Mais, leur existence n'étant plus douteuse, nous nous proposons de démontrer maintenant que *la fixation définitive des localisations germinales, en leur ordre et place, est un des actes de la fécondation et rentre dans le cadre de ses manifestations dynamiques.*

Edm.-B. Wilson, qui s'est beaucoup occupé de l'établissement progressif, par une sorte d'épigénèse, des localisations germinales, avait déjà signalé, il y a quelques années (1904), l'allure différente qu'affecte la segmentation dans le fragment mérogonique d'un œuf et dans l'un des deux premiers blastomères issu du même œuf, après qu'il a été isolé de son congénère. Dans ses recherches sur la mérogonie, Delage avait dit, en effet, que l'enlèvement à l'œuf mûr d'Oursin d'une partie de sa substance, non seulement ne l'empêchait pas d'être fécondé, mais ne troublait pas la marche de sa segmentation ; il formait une blastula exactement comme l'eut fait un œuf complet.

Wilson (1903), puis Yatsu et Zeleny, confirmèrent ce fait chez un Némertien, *Cerebratulus*; on peut d'ailleurs encore l'observer chez *Lanice* (Delage) et même, dans certaines conditions, chez le Dentale (Delage, Edm.-B. Wilson). Or, chez l'Oursin, comme chez *Cerebratulus*, comme aussi, probablement, chez *Lanice*, un blastomère isolé après la première segmentation de l'œuf fécondé, se

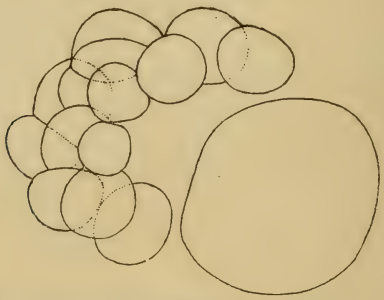

Fig. 39. — Hémiblastula d'Oursin. A droite, le blastomère insegmenté.

(D'après Driesch.)

comporte d'abord comme s'il était resté accolé à son congénère, c'est-à-dire que, continuant à se diviser, il donne naissance à une *hémimorula*, puis à une *hémiblastula* (fig. 39) ; ce n'est que secondairement que celle-ci se complète grâce à la soudure des lèvres de l'orifice par lequel la demi-cavité de segmentation s'ouvrait à l'extérieur.

Il se forme ainsi une blastula complète, mais de taille moitié moindre que la normale ; on sait qu'elle peut poursuivre alors son évolution et aboutir à une petite larve parfaitement conformée.

La conclusion qui se dégage de ces observations est qu'une perte de substance, complètement inopérante dans la mérogonie, a des conséquences appréciables sur un œuf qui commence à se segmenter. Donc, entre les deux stades sur lesquels l'intervention expérimentale a porté, un changement dans la composition ou dans la répartition des matériaux ovulaires a dû intervenir. Si dans l'œuf mûr il n'y a pas de localisation des énergies formatrices, celle-ci existe, encore que rudimentaire et très labile, dans l'œuf segmenté en deux. Les localisations germinales s'établissent donc et se fixent progressivement dans l'œuf au fur et à mesure qu'il avance dans son développement. (Edm.-B. Wilson, Roux, H. Driesch). Zeleny s'est efforcé de préciser les étapes de cette progression dans l'œuf de *Cerebratulus*. Au moment de la ponte, cet œuf a encore sa vésicule germinative intacte ; elle se flétrit dans l'eau de mer et la première mitose de maturation se met en métaphase. L'œuf est alors fécondé ; sa maturation s'achève, les pronuclei copulent entre eux et le développement est mis en marche.

Or, l'excision d'une partie, même étendue, du cytoplasme, pratiquée avant que l'œuf n'ait expulsé son second globule polaire, n'altère en rien la segmentation ; mais pratiquée à partir de ce moment, elle provoque des anomalies de plus en plus marquées qui vont jusqu'à l'hémisegmentation. Alors le fragment d'œuf ne se comporte pas autrement que ne le ferait un des deux premiers blastomères s'il se segmentait seul. Bien que le travail de Zeleny soit imparfait, en raison de sérieuses difficultés techniques, on peut considérer ces conclusions comme acquises.

S'appuyant sur elles, ainsi que sur d'autres faits d'ob-

servation personnelle, Edm.-B. Wilson admet que la fixation des localisations germinales est une conséquence de la maturation, puisque l'expérience ne permet de les trouver dans l'œuf que dès le moment où le second globule polaire a été rejeté.

On ne peut cependant s'empêcher de remarquer que, chez *Cerebratulus*, la fécondation a eu lieu bien antérieurement, et qu'on pourrait tout aussi bien invoquer l'intervention du spermatozoïde.

Il est vrai qu'à l'appui de sa manière de voir, Wilson invoque d'autres arguments, plus probants.

Dans l'œuf du Dentale, les localisations germinales sont très évidentes et l'expérimentation les révèle avec une netteté remarquable [1]. La mérogonie n'y aboutit pas exactement aux mêmes résultats que chez *Cerebratulus*.

Si l'on coupe l'œuf vierge en deux moitiés par un plan de section équatorial ou oblique, tel que la zone claire (lobe polaire) qui entoure le pôle inférieur soit tout entière dans un des fragments (fig. 52), les deux morceaux sont susceptibles de fécondation, mais seul l'inférieur peut donner une larve trochophore complète; l'autre ne subit qu'un développement partiel et abortif. Les localisations germinales sont donc déjà établies dans l'œuf avant même qu'il n'ait achevé sa maturation, et, *a fortiori*, avant qu'il n'ait été fécondé ; elles ont, par conséquent, pris naissance pendant l'oogénèse.

Il ne faudrait pas, toutefois, en déduire que la fécondation n'y change rien ; les recherches de Wilson lui-même ont montré qu'après la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, il se produit dans le cytoplasme des remaniements

[1] Nous aurons à y revenir avec quelque détail dans le chapitre VI.

importants et la stratification des matériaux ovulaires ne serait définitive et complètement opérante qu'à ce moment. Seulement le cas ne se prête guère à des conclusions catégoriques, parce que, chez le Dentale, l'expulsion des globules polaires est également postérieure à l'entrée du spermatozoïde, et bien que WILSON, ainsi que nous l'avons vu, rattache les changements produits à l'achèvement de la maturation, un doute subsiste encore dans l'esprit.

Il faut bien l'avouer, la notion des manifestations dynamiques de la fécondation ne ressort pas clairement de tous ces faits. Aussi ne les avons-nous rappelés que parce qu'ils marquent une étape dans la marche de nos connaissances.

Un œuf, heureusement, va nous permettre de dégager cette notion avec toute la rigueur requise : c'est l'œuf de la grenouille rousse (*Rana fusca*).

Au moment de la ponte, il est à la métaphase de la seconde mitose de maturation ; sa polarité est très frappante, et à l'œil nu, le pôle inférieur et la région qui l'entoure tranchent par leur couleur blanche sur le brun très foncé du reste de l'œuf.

Un peu en dehors du pôle supérieur (O. SCHULTZE), on distingue à la loupe une petite fossette où se trouve le premier globule polaire, et où se prépare l'expulsion du second. Le pigment brun et les matériaux vitellins sont répartis autour de l'axe réunissant les pôles sans indication d'un plan de symétrie bilatérale.

Nous avons déjà vu qu'immédiatement après la pénétration du spermatozoïde, l'œuf se rétracte et rejette du liquide périvitellin ; grâce à cela il peut se mouvoir librement dans ses enveloppes et placer son axe dans le sens

où le sollicite la pesanteur. Tout cela est achevé 20 minutes environ après l'imprégnation par le sperme.

Mais une couple d'heures plus tard, surviennent d'autres changements très visibles sur l'œuf vivant : ils consistent en un remaniement du pigment brun cortical. A ce moment, l'hémisphère inférieur (fig. 48) a changé d'aspect ; le pigment descend plus bas dans une moitié que dans l'autre ; dans la première il atteint presque le pôle et se termine par transition brusque dans le vitellus blanc, dans la seconde, il dépasse à peine l'équateur et, sous sa limite inférieure, règne une bande en forme de croissant d'un gris souvent cendré. Il est des pontes où cette bande est très large et saute aux yeux ; sur d'autres, il faut plus d'attention et un peu d'habitude pour la distinguer.

L'existence du *croissant gris* dans l'œuf fécondé de *Rana fusca* est connue depuis longtemps (Roux, O. Schultze, Morgan et Tsuda, etc.), et son importance comme sa signification ont fourni la matière de nombreux travaux.

Une des conséquences principales de sa formation est de délimiter dans l'œuf deux moitiés symétriques, séparées par un plan passant par les pôles et la partie la plus large du croissant gris (fig. 48, I-I). La symétrie bilatérale, dans l'œuf de grenouille, apparaît donc deux heures environ après la fécondation et elle est aisément visible extérieurement.

Ces observations ont plus qu'une valeur de détail, elles ont, au contraire, une portée capitale ; pour le prouver, il nous suffira de dire qu'il est actuellement démontré : 1° Que le plan de symétrie bilatérale de l'œuf fécondé devient *toujours* le plan de symétrie bilatérale de l'embryon et de la larve ; il se maintient donc intégrale-

ment pendant tout le cours du développement, et, par conséquent, les moitiés droite et gauche du corps de l'animal adulte procèdent directement des moitiés correspondantes de l'œuf (fig. 40 et 41). 2° Que l'encoche blastoporale

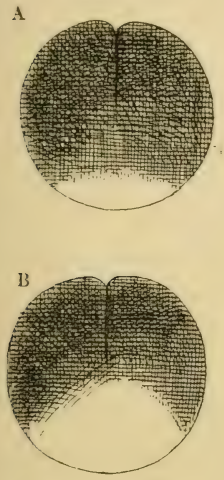

Fig. 40. — OEuf de *Rana fusca* segmenté en deux. A, vu par sa moitié postérieure ; B, vu par sa moitié antérieure, montrant le croissant gris.

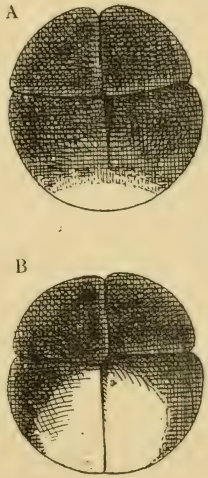

Fig. 41. — Le même œuf que dans la fig. 40, segmenté en quatre. A et B, même signification que dans la fig. 40.

(D'après O. Schultze.)

qui apparaît au moment de la gastrulation et d'où la partie antérieure de la tête de l'embryon tire son origine, occupe toujours la partie la plus large du croissant gris. 3° Que les localisations germinales que ce croissant traduit à nos yeux, sont assez rigides pour que, dans cer-

taines conditions expérimentales, la destruction d'une partie de l'œuf entraîne inévitablement la non-formation de la région de l'embryon qui, dans l'ontogénèse normale, devrait s'y ébaucher.

Contentons-nous pour le moment de cet énoncé ; nous relaterons plus tard les expériences qui autorisent à le formuler avec une pareille précision.

Nous voici donc en présence de localisations germinales si nettes qu'elles nous mettent à même de situer dans l'œuf, à coup sûr et avant tout développement, l'endroit où se constitueront les diverses parties du corps. Elles n'apparaissent, ou du moins elles ne deviennent visibles, qu'après l'achèvement de tous les processus morphologiques de la fécondation.

Cette succession dans l'ordre chronologique implique-t-elle une relation de causalité ?

L'expérimentation sur l'œuf de grenouille, si maniable et si favorable au point de vue cytologique, donne à cette question une réponse probablement définitive.

C'est un fait notoire que, chez les Amphibiens, le spermatozoïde, dans son trajet depuis la surface de l'œuf jusqu'au point où se fera la copulation des pronuclei, laisse derrière lui une large traînée de pigment brun qui indique, à la manière d'un sillage, le chemin parcouru (Van Bambeke). Longtemps persistante, on en retrouve encore des traces au moment de la gastrulation (O. Schultze, 1899), aussi constitue-t-elle un point de repère fixe et durable.

Roux remarqua le premier que la « traînée spermatique » occupe toujours la moitié de l'œuf opposée à celle où se trouve le croissant gris ; on précisa ultérieurement la valeur de cette observation en constatant, dans une étude statistique embrassant plus de 150 œufs, que le

point d'entrée du spermatozoïde est toujours, aussi exactement qu'il est possible de le mesurer, dans le méridien de symétrie bilatérale de l'œuf (fig. 42 et 43) : un plan passant par ce point et par les pôles, coupe le croissant gris dans sa partie la plus large (Brachet, 1904). Ces faits

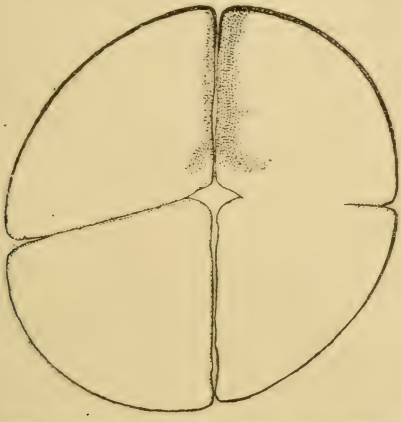

Fig. 42. — Coupe horizontale passant dans l'hémisphère supérieur d'un œuf de *Rana fusca* segmenté en 4. La traînée pigmentaire spermatique, coupée en deux par le premier plan de segmentation, est exactement dans le plan de symétrie bilatérale, et dans la moitié de l'œuf haut opposée au croissant gris (bas).

(D'après A. Brachet)

furent confirmés, dans ce qu'ils ont d'essentiel, par Jenkinson. Toutefois, on ne peut apprécier pleinement leur signification qu'à la lumière d'un autre fait : c'est que l'endroit de la surface où le spermatozoïde pénètre dans l'œuf n'est pas déterminé d'avance ; autrement dit, il n'y a pas de méridien de fécondation prédestiné (Roux). En effet : 1° L'entrée peut se faire en un point quelconque de la

surface de l'œuf, entre l'équateur et le pôle supérieur; 2° Roux est parvenu à faire ce qu'il a appelé des fécon-

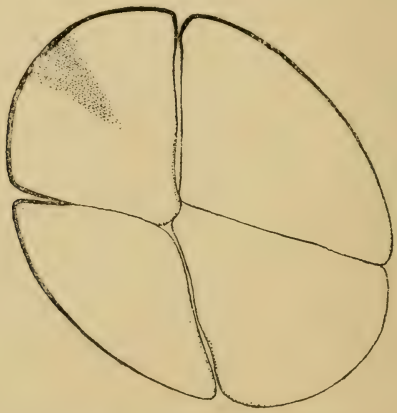

Fig. 43. — Coupe horizontale passant dans l'hémisphère supérieur d'un œuf de *Rana fusca* segmenté en 4. La traînée spermatique (en haut et à gauche) est très exactement dans le plan de symétrie bilatérale de l'œuf. Mais le premier (et le second) plan de segmentation fait avec elle un angle de 45°. (D'après A. Brachet.)

dations localisées. Il a pu, par un procédé simple [1], obliger en quelque sorte le spermatozoïde à aborder l'œuf sui-

[1] La technique est en effet peu compliquée : on dépose les œufs sur une plaque de verre, le pôle blanc en bas, et l'on applique contre chacun d'eux un fin fil de soie dont une extrémité repose sur le verre, tandis que l'autre, après avoir suivi l'un des méridiens de l'œuf, aboutit près du pôle supérieur. On dépose alors une goutte d'eau chargée de sperme sur la plaque de verre, l'eau monte par imbibition le long du fil de soie, entraînant avec elle des spermatozoïdes. L'un de ceux-ci entre dans l'œuf par le plus court chemin, c'est-à-dire dans le méridien du fil de soie. On peut aussi, au lieu de fil, employer de très fins tubes capillaires.

vant un méridien choisi par l'expérimentateur ; 3° dans la polyspermie, l'hémisphère supérieur de l'œuf tout entier est parfois criblé de taches qui sont le point de départ d'autant de traînées spermatiques.

Peut-on encore mettre en doute, après des preuves aussi éclatantes, l'action déterminante du spermatozoïde dans la localisation du croissant gris ? La fixation de ce dernier par la fécondation extériorise à nos yeux la répartition définitive des matériaux ovulaires à droite et à gauche d'un plan passant par le point de pénétration du spermatozoïde.

La maturation cytoplasmique ou nucléaire est absolument hors de cause dans l'œuf de *Rana* et, en outre, l'expérimentation permet de saisir sur le vif à quel point le remaniement des matériaux ovulaires en des localisations germinales fixes, marche de pair avec la progression du spermatozoïde dans l'œuf (Brachet, 1906).

Si l'on détruit, en effet, par la piqûre d'une fine aiguille légèrement chauffée [1], une portion limitée du cytoplasme, soit au moment où l'œuf est mis au contact du sperme, soit même 15, 30 ou 40 minutes plus tard, le développement n'est guère entravé ; une cicatrisation parfaite se fait sous la zone nécrosée qui tombe comme la croûte recouvrant une blessure guérie et on peut obtenir un embryon complet, normal, mais naturellement de taille plus petite. La même opération pratiquée au bout d'une heure n'a plus un résultat identique : la région voisine de la plaque nécrosée se développe mal et reste en retard, aussi l'embryon formé est-il asymétrique quoique cependant com-

[1] Il ne faut pas que l'aiguille soit très chaude : 60° suffisent amplement.

plet ; le siège de l'anomalie est étroitement lié à la localisation de la piqûre. Enfin 1 h. 15 à 1 h. 30 après la mise au contact du sperme, la lésion de l'œuf, opérée dans les mêmes conditions, a des conséquences beaucoup plus graves : il ne se produit plus aucune régénération et la destruction d'une partie de l'œuf provoque l'absence totale de la région correspondante de l'embryon : celui-ci n'est donc pas complet, il est nettement partiel.

Ces expériences prouvent que jusqu'à 45 minutes après l'imprégnation par le sperme, les localisations germinales dans l'œuf de grenouille, si elles existent, sont tout à fait instables et labiles ; l'œuf est jusqu'alors capable de régulariser sa composition cytoplasmatique, troublée par une perte de substance localisée, si celle-ci n'est pas trop grande. Au bout d'une heure, la remise en état d'équilibre normal est devenue sinon impossible, du moins très difficile et 15 à 30 minutes plus tard encore, le caractère de mosaïque de l'œuf s'étant complètement affirmé, la perte de substance est irréparable, c'est-à-dire que les localisations germinales sont définitivement fixées et stabilisées.

Ce parallélisme entre la stabilisation des localisations germinales et l'intensité d'action du spermatozoïde, implique, entre ces deux catégories de phénomènes l'existence d'une relation de causalité que l'étude cytologique corrobore en tous points : celle-ci prouve que c'est précisément 1 h. à 1 h. 30 après le contact du sperme que l'énergide spermatique a pris toute son ampleur et que la copulation des pronuclei a pu s'effectuer.

On aurait tort pourtant de généraliser hâtivement et de conclure des faits décrits que l'œuf non fécondé de *Rana fusca* est totalement dépourvu de localisations germinales et de symétrie bilatérale. Nous résumerons plus loin

d'autres expériences qui montrent le côté erroné de semblable exagération, aussi convient-il de s'exprimer avec une prudente réserve et de dire simplement que *la fécondation répartit et stabilise dans un sens déterminé par le méridien d'entrée du spermatozoïde, des matériaux et des énergides formatrices préexistant dans l'œuf mûr, mais différemment distribués et localisés de façon plus vague et plus labile.* C'est là ce que, dès 1906, nous entendions par les manifestations dynamiques de la fécondation.

Un autre cas intéressant, non sans analogie avec le précédent, est celui des Ascidies et spécialement de *Cynthia partita,* dont nous devons à Edw.-G. Conklin une analyse très fouillée. Après l'entrée du spermatozoïde et pendant l'expulsion des globules polaires, il se produit un remaniement très appréciable des matériaux intraovulaires. Dans une moitié de l'œuf apparaissent deux bandes en forme de croissant, superposées l'une à l'autre, la supérieure est de coloration grise, l'inférieure plus jaunâtre. Comme chez la grenouille, elles déterminent dans l'œuf une symétrie bilatérale dont le plan passe par la partie la plus large des deux croissants. L'étude du développement indique que, là aussi, il s'agit de localisations germinales fixes et stables : les moitiés droite et gauche de l'œuf deviennent les moitiés droite et gauche de l'embryon etc. Conklin a suivi tout le lignage cellulaire dans le développement de cet œuf et a pu ajouter, aux anciennes recherches de Van Beneden et Julin, des compléments d'une remarquable précision.

Conklin admet que, dans cet œuf également, le trajet suivi par le spermatozoïde est dans le méridien de sa symétrie bilatérale, mais pour lui le spermatozoïde, loin d'être

l'agent actif de cette orientation, trouverait sa voie toute tracée, le méridien en question étant déjà vaguement préformé dans l'œuf mûr. Cette interprétation, très plausible, et dont nous n'avons aucune raison de douter, démontrerait qu'il existe dans les manifestations dynamiques de la fécondation chez les diverses espèces des différences quantitatives. Les recherches d'Edm.-B. Wilson sur le Dentale laissaient déjà soupçonner ce fait.

Ceci est très suggestif : *Cynthia* et le Dentale seraient des intermédiaires entre *Rana fusca*, l'Oursin et les Astéries, *Cerebratulus*, *Lanice*, etc... et d'autres œufs dans lesquels les manifestations dynamiques se réduiraient à si peu de chose, qu'ils deviendraient capables de parthénogénèse naturelle. Ce n'est là bien entendu qu'une vue purement hypothétique. Mais elle nous paraît assez intéressante.

Ce qui est essentiel, c'est que partout où on les a recherchées, les manifestations dynamiques de la fécondation existent et les descriptions des auteurs y font souvent allusion. En 1883 déjà, Ed. Van Beneden avait insisté sur les remaniements du cytoplasme ovulaire qui chez l'*Ascaris* succèdent à la fécondation. Bien d'autres après lui ont signalé ailleurs des changements analogues ; nous citerons parmi eux, Vander Stricht et Lams qui, dans des travaux récents sur les Mammifères, ont noté un véritable renversement de la polarité de l'œuf. Bien que ces notions ne soient pas sorties, jusqu'à présent, du domaine de la description et que ceux qui les ont reconnues se soient bornés à en figurer les aspects, elles nous sont précieuses et nous nous plaisons à y voir une source de futures recherches expérimentales.

L'*Ascaris megalocephala* que nous venons de citer, mérite une mention particulière. Il est, jusqu'à présent, le seul objet où les bouleversements produits dans l'œuf par le spermatozoïde aient été étudiés au point de vue physique et chimique ; c'est à Fauré-Frémiet (1913) que nous devons ces recherches fort intéressantes et qui nous font entrevoir pour la première fois le mécanisme intime des manifestations dynamiques.

Nous savons ce que cet auteur entend par équilibre de maturation de l'oocyte ; il marque l'achèvement, par suite d'une cause quelconque, des réactions qui se sont produites pendant la période d'accroissement et ont donné naissance à des produits divers. Antérieurement déjà, en étudiant ce que Bataillon appelle la réaction propre de l'œuf, nous avons expliqué que chez l'*Ascaris* elle se caractérise par une répartition nouvelle des éléments figurés du cytoplasme ; des inclusions intra-ovulaires sont expulsées de la masse de l'œuf, dont le volume se réduit ainsi de moitié ; en même temps, le glycogène est hydrolysé et la plus grande partie entre dans la composition de la chitine formant l'épaisse enveloppe extérieure de l'œuf ; un produit spécial, un éther de l'acide ascarylique, est saponifié et l'acide libéré constitue une mince membrane qui double la première ; enfin une graisse neutre apparaît dans l'œuf.

Il est évident que ce remaniement et ces transformations, aboutissant à un nouvel état d'équilibre (équilibre de copulation), ne sont autre chose que l'ensemble des manifestations dynamiques de la fécondation. Quand elles sont terminées, l'œuf fécondé a la composition matérielle et les localisations dynamiques adéquates à son ontogénèse.

Fauré-Frémiet admet — avec preuves expérimentales à l'appui, — que la cause initiale de tous ces changements est un abaissement de la tension superficielle du contenu ovulaire; c'est ce facteur qui provoquerait, selon toute probabilité, la perturbation dans la répartition des éléments figurés du cytoplasme. Cet abaissement de la tension superficielle serait dû à la dissolution dans l'œuf d'une substance (l'ascaridine) que contient le spermatozoïde (corps réfringent).

Si les observations de Fauré-Frémiet sont exactes, elles prouvent, sans réplique, que les manifestations dynamiques reconnaissent comme cause le spermatozoïde, et sont, par conséquent, un acte de la fécondation. Elles démontrent en outre — et ce n'est pas moins essentiel — que l'établissement de ces manifestations dépend simplement d'un changement relativement minime dans l'état physique de l'œuf, et du coup elles échappent au mystère dont on a trop longtemps enveloppé les propriétés spécifiques de la matière vivante. Il y a plus encore dans ces recherches : elles nous permettent de comprendre que dans un œuf volumineux comme celui de la grenouille, le spermatozoïde préside à l'orientation des localisations germinales. L'abaissement de tension naissant en effet du spermatozoïde, sa propagation dans l'œuf partira de lui ; la traînée spermatique qui marque en somme la succession des points occupés par le spermatozoïde, apparaît ainsi comme la ligne de propagation du changement d'état physique et il devient dès lors compréhensible qu'elle soit déterminante du méridien de symétrie bilatérale de l'œuf fécondé.

Dans ces déductions nous avons dépassé de beaucoup la pensée de Fauré-Frémiet lui-même ; peut-être

avons-nous été trop loin ; l'avenir nous le dira. On pourra contester l'extension à d'autres œufs du mécanisme réalisé chez l'*Ascaris*, mais il est extrêmement probable que les facteurs physiques qui interviendraient éventuellement dans d'autres cas, ne seraient qu'une variante de ceux dont nous venons de saisir le jeu et que, tout comme ces derniers, ils auraient leur origine dans le contact du spermatozoïde avec le cytoplasme ovulaire.

Quel que soit le sort réservé à ces considérations, une chose est assurée ; c'est que l'acte par lequel l'œuf fécondé prépare et rend possible la réalisation de ses propriétés ontogénétiques s'est à jamais dégagé des nuages de la spéculation théorique et appartient désormais à l'analyse scientifique.

*
* *

Nous nous sommes efforcé jusqu'ici de ramener à un petit nombre de facteurs relativement simples, les phénomènes grâce auxquels l'œuf mûr, inerte, agonisant, renaît à la vie et commence une évolution longue et compliquée.

Cette étude quelque peu ardue terminée, une revision de la parthénogénèse expérimentale s'impose ; nous connaissons maintenant les divers actes de la fécondation ; nous allons rechercher comment ils sont réalisés dans la parthénogénèse expérimentale ou par quoi ils y sont remplacés.

CHAPITRE V

FÉCONDATION ET PARTHÉNOGÉNÈSE

Sommaire. — L'énergide parthénogénétique. — Impuissance du pronucleus femelle à se diviser seul. — Analyse cytologique de la parthénogénèse par piqûre et ses conséquences. — Moyens divers de pallier au déficit de chromatine dans l'œuf parthénogénétique. — Le rôle véritable du second temps dans les méthodes de parthénogénèse en deux temps. — Localisations germinales et manifestations dynamiques dans la parthénogénèse. — Analogies et différences avec ce qu'elles sont dans la fécondation. — La fécondation partielle. — Ses divers degrés et ses conséquences. — Signification de l'élimination de chromatine dans la fécondation partielle.— Ses analogies avec la réduction caryogamique. — Parthénogénèse naturelle — Sa signification biologique.

Dans une comparaison entre la parthénogénèse expérimentale et la fécondation, tous les « actes » que comporte cette dernière n'ont pas une égale importance : quelques-uns sont même complètement négligeables. L'apport de tendances héréditaires, que nous appelons plus volontiers l'influence spécifique exercée par le spermatozoïde, n'a son équivalent dans aucune des méthodes de parthénogénèse employées jusqu'ici, et n'a donc pas à entrer en ligne de compte. Les produits nés d'une même femelle sans l'intervention du mâle, seront naturellement d'une plus grande uniformité, puisque la gamme des variations possibles sera réduite de moitié. Mais, néanmoins, les petits caractères personnels des œufs, en produisant de légères différences individuelles,

pourront laisser à une race parthénogénétique une capacité d'adaptation suffisante.

Par contre, il est fort instructif de mettre en parallèle les autres actes de la fécondation et ceux que la parthénogénèse réalise quand elle est efficiente. En effet avant d'affirmer, comme on le fait si souvent, que les agents physiques, chimiques ou mécaniques *jouent le rôle* du spermatozoïde, — ce qui signifie qu'ils agissent exactement comme lui — il est nécessaire de soumettre à une analyse méthodique les réactions de tout ordre qu'ils provoquent dans l'œuf. C'est cette analyse que nous allons tenter en prenant toujours, comme pierre de touche, les effets normaux de la pénétration d'un spermatozoïde.

Examinons d'abord comment la parthénogénèse parvient à compenser l'absence du demi-noyau et du centrosome, qui sont l'apport matériel principal dans la fécondation. Ces deux éléments sont d'une importance essentielle, puisqu'ils concourent à assurer, au moment de la segmentation, la formation d'une figure caryocinétique assez puissante pour entraîner la division complète de l'œuf. Mais nous savons que le centrosome ne peut exercer son action que si le cytoplasme de l'œuf vierge a subi une modification, probablement d'ordre physique, grâce à laquelle il *devient* capable de s'irradier autour de centres, qui peuvent d'ailleurs être diversement composés. Ce changement est l'une des manifestions dynamiques de la fécondation.

Or, on sait aujourd'hui qu'il succède *toujours* aussi au premier temps des principales méthodes de parthénogénèse expérimentale, tout comme la contraction de l'œuf et l'expulsion concomitante de liquide.

Chez la grenouille, notamment, une heure après la piqûre pure et simple par le procédé de Bataillon, le cytoplasme ovulaire s'irradie puissamment autour d'un point très rapproché de la surface du pronucleus femelle (Herlant, 1913) ; chez l'Oursin, un aspect analogue se manifeste, dans la méthode de Loeb, quelques minutes après que les œufs, traités par l'acide butyrique, ont été replacés dans l'eau de mer [1] ; dans les techniques imaginées par Delage, le tanin chez l'Oursin, et l'acide carbonique chez les Astéries, ont probablement la même influence.

Il se forme donc une *énergide femelle*, dont les rayons cytoplasmiques convergent vers un grain ou un corpuscule que l'on peut vraisemblablement considérer comme étant le centrosome de l'œuf. Cette énergide est très apparente ; chez la grenouille et chez l'Oursin, où elle a été bien étudiée, elle ne le cède en rien à l'énergide spermatique normale de la fécondation (voir fig. 44). Elle se comporte aussi tout à fait comme elle : après avoir atteint son apogée, elle commence à s'estomper et ne tarde pas à disparaître. En même temps, le pronucleus femelle s'est résolu en ses chromosomes, mais chez l'Echinoderme, cette tentative de mitose avorte, à peine ébauchée et un noyau vésiculeux se reconstitue (Herbst, Hindle, Herlant, etc.). Chez la grenouille, la cinèse nucléaire poursuit son cours jusqu'à la métaphase et même l'anaphase (Bataillon, Herlant) ; cela prouve que le centrosome s'est divisé et que deux énergides de segmentation ont succédé à la première. Toutefois, l'œuf ne se segmente pas non plus.

[1] Voir parmi les travaux récents ceux de Hindle et de Herlant (1914).

Cette impuissance est très caractéristique de la parthénogénèse artificielle. Jusqu'alors, en effet, tout avait très bien marché : les changements physiques du cytoplasme s'étaient produits, et il s'était irradié en une énergide ; le noyau avait pu, lui aussi, préparer sa division et même la pousser assez loin. Brusquement alors,

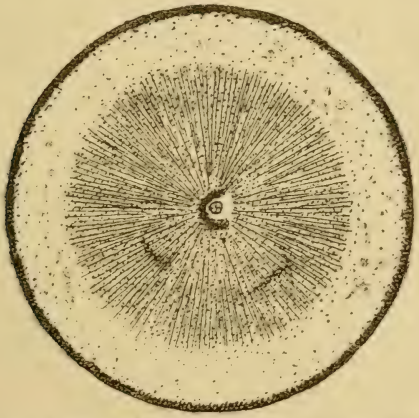

Fig. 44. — Energide femelle avec son pronucleus dans l'œuf parthénogénétique de *Rana fusca*
(D'après M. Herlant.)

le tableau change, les processus amorcés s'arrêtent, et si rien n'intervient l'œuf meurt et se désagrège.

Que conclure de ces faits sinon que, sous l'influence du premier temps dans les procédés de Lœb, de Bataillon, et probablement de Delage, l'œuf sort de son état d'inertie et entre en activité selon des processus qui ne diffèrent par rien d'important de la fécondation normale ?

Néanmoins, l'œuf est incapable de se diviser convenablement ! L'analyse que nous avons poursuivie au chapitre précédent, a démontré que cette incapacité relève sinon totalement, du moins en grande partie, de l'insuffisance de chromatine nucléaire. Il faut donc que la parthénogénèse supplée aux conséquences de ce déficit et l'on peut dire, *a priori*, que l'expérimentation dispose, à cette fin, de trois moyens : 1° diminuer la masse cytoplasmique à diviser, c'est-à-dire réduire le travail à effectuer ; 2° renforcer l'activité du ou des centrosomes ; 3° augmenter la masse de chromatine que renferme le pronucleus femelle.

Si, grâce à l'un ou l'autre de ces artifices, on obtient une première division cellulaire, on peut être presque certain que les autres suivront régulièrement [1].

Nous venons d'employer le mot artifice et c'est avec intention, car on ne peut nier qu'en recourant à des procédés de ce genre, on ne fait plus de la *fécondation* expérimentale, on n'en réalise plus un *acte normal* : on le remplace par quelque chose d'autre.

La réduction de la masse à diviser est obtenue, dans l'œuf de grenouille, par l'introduction des éléments figurés du sang ou de la lymphe qui constitue le second temps dans la méthode de Bataillon. Cela ressort très clairement des soigneuses recherches d'Herlant (1913) dont nous avons eu l'occasion de parler dans le chapitre précédent.

Bataillon avait déjà remarqué qu'autour des blocs

[1] Il n'est même pas nécessaire que cette première division soit tout à fait régulière et typique (Cf. Delage), mais il faut que la mitose nucléaire ait été bien équilibrée.

irréguliers qui sont sans doute les restes des cellules inoculées, il se forme de petits asters. HERLANT a montré que ce sont là de véritables énergides accessoires, qui peuvent être parfois très volumineuses et constituent autant de territoires cytoplasmiques soustraits à l'action

Fig. 45. — Œuf parthénogénétique de *Rana fusca*, montrant deux énergides accessoires dans la région piquée. La trace du stylet se reconnaît à une large plage pigmentée. L'énergide femelle est estompée, mais on y voit le pronucleus au centre.

(D'après M. HERLANT.)

de l'énergide parthénogénétique véritable (fig. 45). En vertu des propriétés répulsives que nous leur connaissons, les énergides, tant qu'elles existent comme telles, ne se confondent jamais ; la conséquence la plus importante de cet état de choses est que le noyau, au moment où il se prépare à la mitose, n'occupe pas le centre d'équilibre *de l'œuf*, mais bien celui de l'énergide femelle, qui est

notablement plus petite (fig. 45). Aussi le fuseau de division — qui est de $^1/_3$ trop court — sera-t-il, quand il se formera, beaucoup plus rapproché de la surface qu'il ne l'est dans l'œuf fécondé ; il le sera même d'autant plus que les énergides accessoires seront plus nombreuses ou plus volumineuses.

Alors, suivant l'application de la loi de Teichmann, le clivage cellulaire pourra partir, *en temps voulu*, de la couche corticale de l'œuf et passer entre les deux noyaux-filles, *avant que ceux-ci n'aient commencé une seconde mitose*. Une fois mise en marche, la segmentation se poursuivra sans obstacle jusqu'au bout, puisque les énergides accessoires n'ont, comme toutes les énergides, qu'une durée éphémère [1].

Comme on le voit, cette interprétation repose tout entière sur la longueur insuffisante du fuseau de division parthénogénétique. On pourrait, à la vérité, lui faire une objection grave : c'est que le centrosome ovulaire, « organe » en dégénérescence et destiné à disparaître, est peut-être trop faible pour assurer une cinèse nucléaire assez longue.

Nous avons répondu d'avance, dans le chapitre précédent, à cette objection : le lecteur sait maintenant ce que nous pensons du centrosome en tant qu'organe, mais il est, en outre, un argument bien plus décisif encore. Dans la polyspermie, où les énergides spermatiques ont un centrosome neuf et pleinement actif, les fuseaux mitotiques qui s'y forment n'y sont pas moins de $^1/_3$ plu

[1] Nous n'avons envisagé que le cas le plus typique. Il y a naturellement un très grand nombre de variations possibles, pour lesquelles nous ne pouvons que renvoyer au travail original.

courts que dans l'énergide où s'est faite la copulation des pronuclei (fig. 25 A. B.). Ce fait parle assez clairement pour qu'il soit inutile d'insister davantage.

En définitive, il apparaît donc que dans la parthénogénèse artificielle des Amphibiens, le déficit de la chromatine incorporée dans la mitose de segmentation est la cause essentielle de l'échec de la piqûre non accompagnée d'inoculation. Cette dernière n'est qu'un détour propre à alléger la besogne que l'œuf mis en marche et *complètement fécondé* est incapable d'accomplir jusqu'au bout : elle ne représente, à aucun titre, un acte normal de la fécondation et n'est qu'un simple procédé expérimental.

Quand le premier temps agit seul, la mitose nucléaire n'entraîne pas la division cellulaire, ou celle-ci, quand elle apparaît, est tardive, irrégulière et abortive (Bataillon, confirmé par Brachet et Herlant). La raison en est que sitôt la première division *nucléaire* terminée, une seconde, puis une troisième lui succèdent sans interruption : centrosomes et chromosomes continuent à se diviser dans un cytoplasme resté trop longtemps commun, et il se trouve bientôt constellé d'un chaos d'asters et de figures caryocinétiques multipolaires, qui ne peuvent aboutir qu'à la nécrose finale de l'œuf [1] (Herlant, 1913).

Le second moyen de parer à l'insuffisance quantitative du noyau de segmentation parthénogénétique serait, avons-nous dit, de renforcer l'énergie du centrosome femelle ou d'en faire naître un nouveau qui compléterait ou même remplacerait le premier.

[1] C'est exactement ce qui se passe aussi dans la polyspermie expérimentale chez la grenouille, quand elle est forte, ou quand le réglage du nombre des noyaux et des centrosomes n'a pas pu se faire (cf. Brachet, 1910 et Herlant, 1911).

La première de ces éventualités n'a, en elle-même, rien d'invraisemblable. La question de savoir si c'est l'activité du centrosome lui même ou le pouvoir d'irradiation du cytoplasme qu'il faudrait augmenter est assez secondaire dans le débat, et c'est une influence de ce genre que Bataillon invoque pour expliquer l'action du second temps dans sa méthode. Les blocs chromatiques issus des débris leucocytaires introduits dans l'œuf avec le stylet, agiraient à la manière de catalyseurs, accélérant et stimulant l'énergie astérienne insuffisante par elle-même. Peut-être même la formation *de novo* de chromatine dans l'œuf, que Bataillon croit avoir observée (1904), interviendrait-elle dans le même sens.

Malgré l'incontestable intérêt de cette manière de voir, il nous semble que l'interprétation d'Herlant mérite la préférence ; elle rend mieux compte des faits tels qu'ils se présentent dans les préparations, ou plutôt elle en est l'émanation directe. En effet, l'énergide femelle, et plus tard la partie achromatique de la mitose de segmentation ne sont pas *renforcés* par les cellules inoculées dans l'œuf ; celles-ci, peut-être par la chromatine de leur noyau, irradient bien le cytoplasme autour d'elles, mais les asters ainsi formés restent *à côté* de l'énergide parthénogénétique ; cette dernière prend le dessus, non pas parce que sa puissance est accrue, mais parce qu'elle ne doit plus dominer qu'un territoire moins étendu.

Il convient d'insister sur cette différence capitale qui sépare les conceptions de Bataillon et d'Herlant. Dans la première, le second temps de la parthénogénèse ne ferait que stimuler un acte que la fécondation produit normalement et que l'œuf mûr ne peut qu'ébaucher ; dans la seconde l'inoculation remplacerait cet acte par un autre qui

n'a pas son équivalent dans l'activation par un spermatozoïde.

Mais ceci n'exclut pas la possibilité de cas où l'intervention expérimentale, dans la parthénogénèse, a réellement le résultat postulé par Bataillon ; il est fort possible que, chez les Astéries notamment, les beaux développements obtenus par Delage, grâce à l'emploi exclusif de l'acide carbonique, soient redevables d'une action de ce genre. Une étude cytologique minutieuse fournirait certainement des documents intéressants pour la solution de ce point.

Chez l'Oursin, il semble bien que la réussite des essais de parthénogénèse artificielle soit sous la dépendance de la formation *de novo* d'un aster avec centrosome dans le cytoplasme ovulaire [1]. Nous avons déjà dit qu'une semblable néoformation est aujourd'hui un fait définitivement acquis à la science (Morgan, Edm.-B. Wilson, etc.). Tous les auteurs qui se sont occupés de parthénogénèse expérimentale l'ont constatée et plus ou moins formellement décrite dans leurs travaux (Loeb, Delage, Bataillon, etc.), et tous ont reconnu qu'elle était la conséquence normale de l'action des solutions salines hypertoniques, des solutions sucrées, etc.

Peut-elle expliquer le succès des méthodes de Loeb et de Delage sur l'œuf d'Oursin ? Nous ne connaissons pas encore bien le mécanisme cytologique des agents employés par Delage, et c'est d'autant plus regrettable que, pour cet auteur, l'hypertonicité du milieu n'est nullement

[1] Nous disons *un* centrosome ; il peut évidemment s'en former plusieurs, si l'action du réactif a été un peu trop prolongée, mais alors la mitose nucléaire est généralement chaotique et abortive.

nécessaire. Mais diverses recherches récentes (Herbst, 1909, 1912, Hindle, Herlant, 1914), commencent à nous éclairer sur les aspects microscopiques de l'œuf aux deux temps de la méthode de Loeb.

Sous l'influence de l'acide butyrique ou d'un acide analogue, il se forme dans l'œuf d'Oursin, comme après la

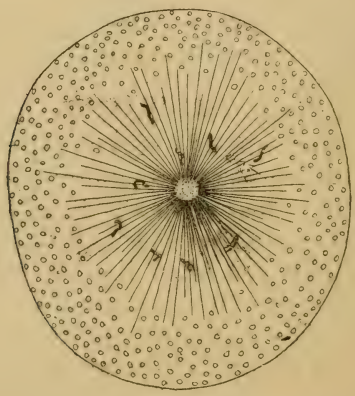

Fig 46. — Monaster dans l'œuf parthénogénétique d'Oursin. (D'après Hindle.)

piqûre dans l'œuf de grenouille, une puissante énergide femelle, centrée près du pronucleus ; celui-ci se résoud en ses chromosomes et on voit se constituer ce que les auteurs appellent un monaster (fig. 46). Cela dure quelques minutes, puis tout rentre au repos, mais une demi-heure ou trois-quarts d'heure plus tard, le cycle recommence avec le même aboutissant ; il peut même se répéter une troisième fois.

On saisit déjà entre l'œuf de grenouille et l'œuf d'Oursin,

une différence notable : dans le premier, le centrosome se divise ; dans le second il en est incapable et ne peut donner à la figure mitotique les deux pôles qui lui sont nécessaires.

Quelle est la raison intime de cette impuissance ? Nous l'ignorerons tant que nous ne serons pas fixés sur les causes immédiates de la division des centrosomes [1]. Nous nous abstiendrons donc d'émettre une hypothèse qui resterait stérile dans l'état actuel de nos connaissances.

Quoi qu'il en soit, il résulte d'une étude très fouillée, faite récemment par HERLANT (1914) [2], que si on fait agir la solution hypertonique au moment opportun et exactement pendant le temps voulu, *un* centrosome nouveau, entouré d'une irradiation astérienne apparaît dans l'œuf ; certains de ses rayons se fixent sur les chromosomes, et le monaster parthénogénétique se trouve ainsi transformé en un diaster dont l'aspect est celui d'une mitose en métaphase [3]. A celle-ci succède une anaphase normale et une segmentation régulière de l'œuf.

Ici donc, le second temps de la méthode de LŒB — et peut-être aussi de celle de DELAGE (?) — supplée à l'insuffisance de l'activité mitotique de l'œuf vierge par la production d'un nouveau centre d'irradiation qui vient s'ajouter à celui qui existait déjà et l'aider à accomplir ses fonctions.

[1] Voir à ce sujet les idées fort intéressantes de GALLARDO et de HARTOG, très bien exposées par PRENANT dans un article général (1910) et dans une revue récente de DELAGE (1914).

[2] La guerre, à laquelle HERLANT a pris part dans les rangs de l'armée belge, ne lui a pas permis de publier encore le détail de ses recherches, mais tous les résultats étaient acquis dès juillet 1914.

[3] Il ne s'agit évidemment là que des cas les mieux réussis.

Encore une fois, il s'agit évidemment d'un artifice expérimental. Certes, il ressemble plus à un acte de la fécondation normale que l'inoculation de lymphe, mais il n'en est pas moins vrai que l'activation tout entière a été provoquée par le premier temps ; c'est celui-ci qui féconde l'œuf, mais pour qu'il aille jusqu'au bout un autre concours est nécessaire, celui de la solution hypertonique qui crée quelque chose de vraiment anormal.

Un mot, enfin, du troisième moyen par lequel on peut pallier à l'insuffisance nucléaire de l'œuf vierge : l'augmentation, par un procédé quelconque, de la quantité de chromatine.

Peut-être se produit-elle souvent, sinon toujours, dans l'œuf d'Oursin simplement activé par l'acide butyrique, l'acide isovalérianique (Herbst) ou le tanin. En effet, pendant le stade monaster, les chromosomes peuvent poursuivre leur tentative de mitose jusqu'à se fendre longitudinalement (cf. fig. 46) : leur nombre se trouve, par conséquent, doublé au moment du repos qui succède au premier monaster ; il l'est encore quand le second cycle recommence. Cependant, la solution hypertonique reste quand même nécessaire !

Ce fait paraît en désaccord avec la théorie d'Herlant, mais il convient de faire remarquer : 1° que le doublement numérique des chromosomes n'implique pas nécessairement une augmentation correspondante de la quantité de chromatine ; 2° qu'en admettant même qu'elle soit réelle, cette augmentation arrive peut-être trop tard et que le cytoplasme en est à une phase de son cycle où il n'est plus capable de réagir de façon adéquate.

Nous ignorons encore si ces remarques ont une réelle valeur objective ; elles s'imposent cependant à l'esprit

parce qu'elles sont fort plausibles et méritent d'autant plus de retenir notre attention, qu'elles sont susceptibles d'être contrôlées par l'observation.

Un fait, néanmoins, est à retenir : c'est la possibilité d'un doublement pour ainsi dire spontané du *nombre* des chromosomes sous l'influence d'une activation de l'œuf poussée un peu loin. Il nous permet de comprendre l'origine d'un des caractères les plus discutés qu'offrent les larves parthénogénétiques obtenues par Delage. Cet auteur affirme et maintient, malgré les contradictions, que leurs noyaux contiennent le nombre normal de chromosomes. On lui a objecté que c'était une « impossibilité » ! Nous savons maintenant que Delage peut très bien avoir raison, mais il y a encore, dans ce domaine, matière à des recherches intéressantes.

On voit par ce qui précède, combien chez l'Oursin, cet objet classique de la parthénogénèse expérimentale, l'analyse du second temps est délicate. Le premier temps, ou plus exactement l'activation [1], a des résultats à peu près identiques dans l'œuf de grenouille piqué par un fin stylet et dans l'œuf d'Oursin traité par un acide ; elle réalise toujours les actes essentiels de la fécondation, parce qu'elle provoque, ainsi que nous l'avons déjà dit, une réaction propre, générale et *banale* de l'œuf (Bataillon). Mais quand on veut parer à l'insuffisance des moyens dont celui-ci dispose pour pouvoir se développer, quand on doit produire quelque chose de nouveau, les difficultés surgissent et il faut à l'observateur beaucoup de patience

[1] On dit toujours le 1er et le 2e temps de la méthode de Lœb, mais il faut bien noter que l'on peut indifféremment en renverser l'ordre.

et de méthode pour analyser quantitativement et qualitativement la valeur des résultats obtenus. L'œuf activé est, en effet, un réactif extrêmement sensible ; on peut presque toujours enregistrer ses changements sous la forme d'aspects morphologiques dont l'interprétation peut être immédiatement accessible. C'est la raison pour laquelle nous avons tant insisté sur eux. Certains observateurs les négligent trop, et parfois même les dédaignent ; dussions-nous être traité de réactionnaire [1] nous persisterons à croire que, pendant longtemps encore, l'étude cytologique sera le meilleur critérium dont on disposera pour apprécier les résultats d'une technique expérimentale.

*
* *

Nous n'avons pas parlé jusqu'ici des localisations germinales dans la parthénogénèse expérimentale.

Il est évident, *a priori*, qu'elles doivent s'établir et se stabiliser aussi bien là que dans la fécondation puisque l'œuf convenablement traité se développe en une larve normale.

Chez les Echinodermes la question se pose très mal, puisque nous n'y connaissons encore que fort incomplètement les manifestations dynamiques de la fécondation. Les bases manquent pour une recherche de ce que peuvent produire, à ce point de vue, les agents connus de parthénogénèse artificielle.

Il n'en est heureusement pas de même pour l'œuf de grenouille ; il nous met en face de faits précis, et comme

[1] C'est un reproche que Loeb nous a personnellement adressé il y a très peu de temps (1915).

on va le voir, fort suggestifs. Leur étude, que nous allons poursuivre avec quelque détail, permettra de tirer la conclusion finale de la longue comparaison que nous aurons faite entre l'œuf fécondé et l'œuf rendu parthénogénétique par des moyens physiques ou chimiques.

Dès ses premières recherches, BATAILLON annonçait que, sous l'influence de la piqûre, *tous* les œufs réagissent : *tous* se contractent, expulsent le liquide périvitellin, s'orientent dans l'eau dans le sens où les sollicite la pesanteur ; pour employer l'expression de l'auteur, ils commencent l'épuration de leur cytoplasme par l'élimination des déchets. La question a été reprise, peu après, au point de vue spécial des localisations germinales (BRACHET 1911), et les résultats obtenus ont été concluants. Dans une série de 2.149 œufs piqués par le procédé de BATAILLON, 208 seulement, dans lesquels le stylet avait entraîné de la lymphe, sont entrés en segmentation et ont donné des larves, mais *tous sans exception* ont présenté, deux heures environ après l'intervention, un croissant gris tout à fait normal et identique à celui des témoins.

Ces observations, qui complètent celles de BATAILLON, permettent de dégager une conclusion importante : *la piqûre pure et simple, en d'autres termes, le premier temps de la parthénogénèse expérimentale, provoque d'une façon constante, dans l'œuf de grenouille, la totalité des manifestations dynamiques de la fécondation, et, spécialement, extériorise, en les stabilisant, les localisations germinales et la symétrie bilatérale invisibles jusqu'alors.* HERLANT a pu s'assurer que les vapeurs de chloroforme, employées aussi par BATAILLON pour remplacer l'activation par le stylet, ont des effets analogues.

Il fut démontré, en outre, par la même occasion, que

les localisations germinales ont, dans l'œuf parthénogénétique, la même signification et les mêmes propriétés que dans l'œuf normalement fécondé : leur plan de symétrie bilatérale devient celui de la larve, le blastopore apparaît dans la partie la plus large du croissant gris ; celui-ci correspond donc à l'extrémité céphalique de l'embryon futur, etc.

Un simple agent physique accomplit donc tout ce que réalise le spermatozoïde. Si on ajoute à cela les observations cytologiques de Bataillon et d'Herlant : expulsion du second globule polaire, formation d'une énergide centrée sur le pronucleus ou le centrosome femelle, division ultérieure de ce centrosome et du noyau de l'œuf, qui sont aussi la conséquence régulière de la piqûre pure et simple, on est autorisé à affirmer, *que le premier temps de la parthénogénèse dans le procédé de* Bataillon *provoque la totalité des actes de la fécondation nécessaires à la mise en marche d'un développement normal.* Il ne manque, pour que l'équivalence soit complète, qu'un apport nucléaire dont nous connaissons l'importance et auquel le second temps a pour rôle de suppléer.

Mais, entre les localisations germinales de la parthénogénèse et celles de la fécondation, il existe cependant une différence qu'il importe de dégager parce qu'elle révèle des propriétés insoupçonnées de l'œuf mûr.

On a vu que dans l'œuf de grenouille normalement fécondé, le méridien de pénétration du spermatozoïde détermine le sens dans lequel se figent les localisations germinales et devient le plan de symétrie bilatérale définitif. Dès lors, il y avait intérêt à rechercher si, dans la parthénogénèse, le point de piqûre n'aurait pas la même valeur déterminative. Or, il n'en est absolument rien (Brachet,

1911. Il n'existe aucune corrélation entre la partie de l'œuf où se forme le croissant gris et le point d'entrée du stylet.

Que signifie cette apparente contradiction ? Une courte digression sur la polyspermie expérimentale de l'œuf de grenouille en donnera l'explication.

L'observation démontre que, quel que soit le nombre de spermatozoïdes qui ont pénétré dans l'œuf [1], le croissant gris apparaît en même temps et avec les mêmes caractères que si la fécondation avait été monospermique ; les localisations germinales qu'il extériorise y ont aussi la même destinée : elles dirigent de la même façon tout le développement ultérieur (Brachet, 1910).

L'explication la plus plausible de ce fait, étant donné ce que l'on sait de la fécondation normale, serait que parmi les multiples énergides formées dans l'œuf polyspermique, il pourrait y en avoir une, plus volumineuse ou mieux placée que les autres, dont le spermatozoïde aurait exercé seul le rôle qu'assume le spermatozoïde unique dans la monospermie ; cette énergide aurait mérité le qualificatif de principale, par opposition aux autres, devenues réellement accessoires. Dans cette éventualité, la traînée spermatique principale aurait dû se trouver dans le méridien de symétrie bilatérale de l'œuf.

Cependant, les recherches les plus attentives n'ont rien révélé de semblable : *dans un œuf polyspermique de grenouille, il n'y a pas d'énergide principale au sens que nous venons d'indiquer* ; la répartition des localisations germinales n'y est donc pas le fait d'un spermatozoïde

[1] Dans des limites compatibles avec la vie : il ne faut pas qu'il y en ait 100 ou plus.

unique ; une seule interprétation reste possible dans ces conditions : les manifestations dynamiques, dans la fécondation polyspermique, résultent de la coopération de tous les spermatozoïdes pour une action simultanée ; l'irritation de toute la surface de l'œuf par des éléments qui la perforent en des points les plus divers, provoque une réaction *en masse*. Puisque cette réaction affecte un type déterminé, et rend visibles extérieurement des localisations germinales réparties à droite et à gauche d'un des méridiens de l'œuf, on ne peut refuser d'admettre que tout cet ensemble était non seulement préparé, mais ordonné d'avance. L'œuf mûr et vierge doit donc avoir ses énergies formatrices déjà localisées et sa composition doit être symétrique bilatérale ; mais celle-ci est vague, incomplète et sûrement instable ; elle est capable, notamment, de se reconstituer après une lésion destructive pas trop étendue, ainsi que le prouve le fait, déjà signalé, que 45 minutes après l'imprégnation par le sperme, l'enlèvement d'une partie de l'œuf n'altère pas encore sérieusement le cours du développement : l'équilibre matériel et dynamique, un instant rompu, peut se rétablir intégralement (V. page 205).

Dans la fécondation normale, monospermique, le spermatozoïde bouleverse l'organisation préexistante, la remanie, et la remplace par une autre ; l'irritation localisée et progressivement croissante qu'il exerce sur l'œuf lui permet de détourner à son profit une répartition que l'oogénèse avait préparée.

Dans la polyspermie, au contraire, l'irritation, loin d'être limitée à un seul point, s'exerce à la surface entière de l'hémisphère supérieur de l'œuf, et la réaction qui lui est consécutive est générale et complète d'emblée. Dès

lors, les localisations germinales, simplement ébauchées et totalement labiles jusqu'alors, achèvent de s'établir et sont stabilisées sur place sans subir aucun changement topographique appréciable.

Selon toute vraisemblance, il en est de même dans la parthénogénèse par piqûre. Il semble, à première vue, qu'elle ait plus d'analogie avec la fécondation normale, mais c'est une erreur. Quelque fin que soit le stylet employé, il est toujours plusieurs dizaines de fois plus gros qu'un spermatozoïde, et tandis que celui-ci entre lentement, mettant plusieurs minutes pour traverser les enveloppes et la couche corticale de l'œuf, le stylet perfore en une fraction de seconde. La piqûre est donc en réalité extrêmement brutale et l'irritation soudaine ; il n'est pas étonnant, dès lors, que la réaction de l'œuf soit brusque et totale d'emblée.

On voit se préciser maintenant les différences entre les manifestations dynamiques de la fécondation et celles de la parthénogénèse et de la polyspermie. *Ces deux dernières techniques expérimentales concordent pour déceler l'existence, dans l'œuf de Rana fusca, d'une mosaïque de potentialités que la fécondation remanie et déplace en même temps qu'elle les fige dans leur localisation nouvelle* (Brachet, 1911).

Par ce long détour, un des caractères les plus importants de l'œuf mûr est mis en lumière. Il va de soi que la conclusion qui vient d'être formulée n'est valable qu'à la condition que le rôle déterminant que nous avons assigné au spermatozoïde dans la monospermie soit établi sans conteste. Aux preuves que nous avons antérieurement données et qui sont déjà convaincantes, on peut en ajouter une autre qui est vraiment très sugges-

tive. Dans l'œuf de grenouille dispermique, quand les points de pénétration des deux spermatozoïdes sont suffisamment distants pour permettre une observation rigoureuse, on constate que le plan de symétrie bilatérale de l'œuf passe toujours à mi-distance entre les deux (Herlant) ; *il est donc la résultante de leurs actions respectives.* Ainsi la dispermie établit une heureuse transition, entre la monospermie d'une part, la polyspermie et la parthénogénèse de l'autre.

Toutes les observations que nous venons de relater ont porté sur l'œuf de *Rana fusca* ; les conclusions qui s'en dégagent sont strictement applicables à lui seul. Mais s'il est fort peu probable qu'il constitue une exception unique dans la nature, il serait injustifié et en tout cas prématuré, de vouloir en faire un prototype dont les autres œufs ne seraient que des variantes. La vérité est que, jusqu'ici, l'embryologie expérimentale n'a porté ses recherches que sur un nombre restreint d'espèces. Parmi elles, les unes se prêtent mieux que les autres à l'analyse de certaines manifestations : l'œuf de grenouille a ses avantages comme l'œuf d'Oursin a les siens. Au fur et à mesure que s'élargira le champ des investigations, on comprendra mieux les faits acquis dans les cas qui furent étudiés les premiers, on distinguera plus sûrement des autres ceux dont la portée est vraiment générale, et on pourra peut-être ériger au rang de lois, les simples conclusions que l'on avait dégagées de quelques observations particulièrement nettes.

Les notions que nous venons d'exposer auront-elles cet heureux sort ? La réponse appartient à l'avenir.

*
* *

Il n'a été question, jusqu'ici, que de la parthénogénèse artificielle proprement dite, c'est-à-dire celle d'où est complètement exclue l'intervention d'un spermatozoïde. Or, on a publié, dans ces dernières années, une série d'intéressants travaux, qui nous ont révélé de nombreux cas dits de *fécondation partielle*, dans lesquels le spermatozoïde n'accomplit qu'une partie de ce qu'il fait normalement. Ils constituent une transition fort curieuse entre la parthénogénèse provoquée par des agents physiques, chimiques ou mécaniques, et la fécondation normale ; à ce titre, ils ont pour nous une importance particulière et c'est de ce seul point de vue que nous les examinerons.

C'est, croyons-nous, à Bataillon, que l'on doit les premières observations sur ce sujet. Nous en avons déjà dit un mot dans un chapitre précédent. En 1906, Bataillon « féconde » des œufs de *Bufo calamita* par du sperme de *Triton alpestris* ; les spermatozoïdes traversent les enveloppes et touchent la surface de l'œuf, mais ils ne pénètrent que rarement et sans jamais aller bien loin ; tout au plus les trouve t-on, inertes, dans les couches corticales du cytoplasme, qu'en aucun cas ils n'irradient en énergides [1].

Néanmoins, sous la seule influence de l'irritation superficielle qu'ils provoquent, l'œuf est activé et s'engage dans des tentatives de segmentation qui avortent d'ailleurs régulièrement. L'effet *paraît* donc être exactement le même que si l'œuf avait été simplement piqué par un fin

[1] Ceci est fort curieux, car des éléments quelconques du sang ou de la lymphe en créent de très nettes (V. plus haut).

stylet bien propre : le sperme étranger, en d'autres termes, a remplacé le premier temps de la parthénogénèse par piqûre.

Dans des cas de ce genre, c'est à peine si l'on peut parler de fécondation, même en restreignant à son minimum possible la signification de ce terme ; aussi ne les citons-nous que pour mémoire et à titre d'entrée en matière pour d'autres expériences dont ils sont en quelque sorte le point de départ.

Kupelwieser (1909) féconde des œufs d'Oursin par du sperme de *Mytilus*. Nous négligerons la polyspermie, très fréquente et sans grand intérêt, pour ne tenir compte que des cas où la fécondation est effectuée par un seul spermatozoïde. Celui-ci entre dans l'œuf, sa tête pivote de façon à orienter le col en dedans ; les rayons d'une puissante énergide spermatique en partent bientôt. Après en avoir gagné le centre, le pronucleus femelle se résoud en ses chromosomes constituants, en même temps que le centrosome, issu sans doute du spermatozoïde, se divise. La fécondation serait tout à fait normale, malgré l'éloignement zoologique des espèces croisées, si la tête spermatique, transformée en pronucleus mâle, participait à la mitose de segmentation qui se prépare ; mais il n'en est rien. Elle gonfle bien un peu, reste néanmoins en cet état sans que ses chromosomes apparaissent, et elle se comporte véritablement en corps étranger inclus dans le cytoplasme.

Toutefois, si à ce moment on fait agir sur l'œuf de l'eau de mer rendue hypertonique, la mitose du pronucleus femelle se poursuit, l'œuf se segmente et dans les cas favorables, il peut se former une larve dont tous les caractères sont purement maternels.

Tous les actes de la fécondation ont donc été réalisés

dans ce croisement. *sauf l'amphimixie nucléaire.* Aussi un traitement analogue au second temps de la parthénogénèse de Lœb a-t-il été nécessaire pour qu'un développement puisse s'en suivre.

Inutile de dire qu'Herlant a eu soin de souligner le fait. Oskar Hertwig (1911, 1913), puis Günther Hertwig et Paula Hertwig ont obtenu des résultats fort analogues dans de remarquables travaux sur l'influence exercée par les substances radio-actives et d'autres agents chimiques. sur l'œuf mûr, le spermatozoïde et l'œuf fécondé. Nous ne retiendrons ici de ces recherches, qui visaient avant tout à prouver que les tendances héréditaires sont localisées dans la chromatine nucléaire, que ce qui touche à notre sujet.

L'irradiation suffisamment prolongée des spermatozoïdes a pour résultat d'inhiber le pouvoir de *division* de leur noyau, sans diminuer ni leur motilité, ni leur aptitude à pénétrer dans l'œuf, ni les propriétés de leur centrosome.

Les détails cytologiques, dans plusieurs des travaux des Hertwig sont assez incomplets, mais les arguments invoqués sont cependant suffisants pour que l'on puisse croire, avec eux, qu'un spermatozoïde de grenouille, fortement irradié, se comporte, *dans l'œuf de grenouille,* comme le fait le sperme de moule dans des œufs d'Oursin.

Il doit cependant y avoir une différence. la fécondation doit être plus parfaite, car, sans aucun traitement ultérieur, l'œuf de grenouille se segmente et poursuit un développement qui peut aller très loin.

Il est intéressant de remarquer, avant de poursuivre, que ce que les biologistes ont pu faire dans leur laboratoire, la nature le réalise parfois. Eva Kruger a observé, chez un *Rhabditis*, que l'œuf y subit normalement une fé-

condation partielle qui ressemble fort à celles dont il vient d'être question. Le spermatozoïde pénètre et active l'œuf qui, sous cette influence, expulse *un* globule polaire, puis il dégénère purement et simplement sans jouer d'autre rôle ! Il se comporte donc comme un véritable agent de parthénogénèse et même comme un agent très parfait, puisque

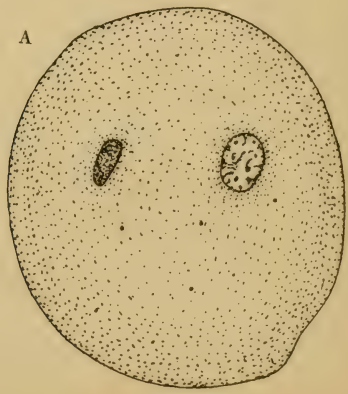

Fig 47. — Fécondation de l'œuf d'*Echinus* par du sperme de *Chaetopterus*. A, le pronucleus mâle (plus petit) est encore séparé du pronucleus femelle.

(D'après E. Godlewski.)

la réduction *quantitative* de chromatine qui accompagne la formation du second globule polaire est évitée ! C'est un véritable pont jeté par la nature entre la fécondation et la parthénogénèse naturelle.

Mais ce ne sont là que les aspects inférieurs de la fécondation partielle ; nous allons la voir se compliquer graduellement.

E. Godlewski (1911) arrose les œufs d'un Oursin, *Sphaerechinus* avec du sperme d'une Annélide, *Chaetopterus*. La fécondation, à condition qu'elle soit monospermique, se déroule avec une parfaite régularité : à l'énergide spermatique succède la copulation des deux pronuclei et même leur fusionnement en un seul noyau

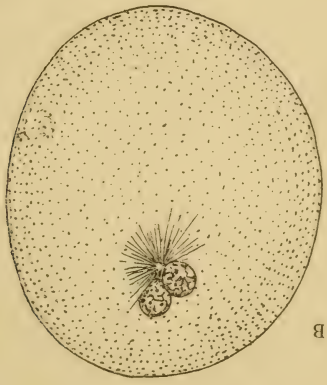

Fig. 47 *bis*. — Fécondation de l'œuf d'*Echinus* par du sperme de *Chaetopterus*. B, copulation des pronuclei et formation de l'énergide spermatique. (D'après E. Godlewski.)

(fig. 47). Seulement un peu avant que ce noyau n'entre en prophase de sa première mitose, sa membrane se rompt, de la chromatine en sort qui se répand dans le cytoplasme où elle sera résorbée (fig. 47. D). On ne trouve plus, dans la plaque équatoriale, quand elle s'est constituée, que les chromosomes ovulaires ; la chromatine du Chétoptère a donc été rejetée après une union éphémère avec celle de l'Oursin. Le développement peut se faire

d'ailleurs, et très régulièrement. Mais, ainsi qu'il était à prévoir, un traitement hypertonique complémentaire est indispensable.

Une étape de plus est encore franchie dans un autre croisement : celui d'un œuf d'*Echinus* par celui d'une Annélide, *Auduinia*. C'est Kupelwieser (1912) qui en a

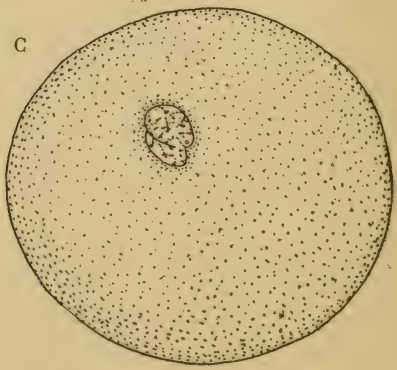

Fig. 47 *ter*. — Fécondation de l'œuf d'*Echinus* par du sperme de *Chaetopterus*. C, fusionnement des deux pronuclei.
(D'après E. Godlewski.)

fait connaître les effets. La monospermie est rare, mais quand elle réussit, tous les phénomènes morphologiques de la fécondation s'accomplissent sans anomalie, jusque et y compris la copulation et l'union complète des deux pronuclei. Au moment de la prophase et de la métaphase de la première mitose de segmentation, les chromosomes maternels se dégagent normalement du noyau : on peut les reconnaître et les compter. Quant à la chromatine paternelle, elle prend également place dans le fuseau, mais

au lieu de se reconstituer en des chromosomes véritables, elle se décompose en des blocs ou des grumeaux irréguliers. Ces blocs se dirigent sans ordre bien défini vers l'un ou l'autre des pôles de la figure caryocinétique. Au moment de la division du corps cellulaire, certains d'entre eux, restés en retard, se dispersent dans le cyto-

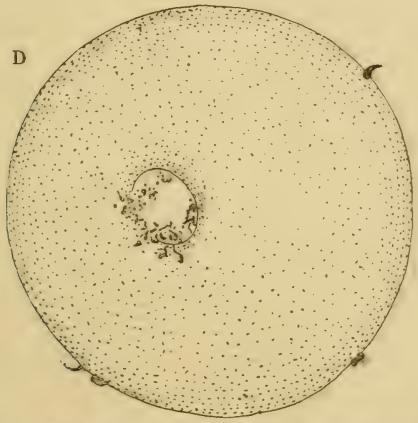

Fig. 47 *quater*. — Fécondation de l'œuf d'*Echinus* par du sperme de *Chaetopterus*. D, élimination de chromatine mâle hors du noyau de segmentation.

(D'après E. Godlewski.)

plasme où ils finissent par être résorbés, tandis que les autres sont incorporés dans les noyaux-filles. Les mêmes processus se reproduisent lors de la seconde, et éventuellement de la troisième mitose, et toute la chromatine d'*Auduinia* finit ainsi par être résorbée.

Une élimination analogue de la chromatine paternelle, mais plus curieuse encore et probablement incomplète, se

retrouve dans le croisement de deux Oursins : *Strongylocentrotus* femelle par *Sphaerechinus* mâle. BALTZER (1909) a vu qu'elle se produit au cours des deux premières divisions de l'œuf fécondé. La différence principale avec le cas précédent, est que le noyau mâle édifie aussi ses chromosomes constitutifs, sous leur forme, leur nombre et leur aspect normaux. A chacune des deux premières anaphases, quelques-uns d'entre eux restent en retard, ne sont pas repris par les noyaux en voie de reconstitution et finissent par disparaître dans le cytoplasme.

La fécondation des œufs de *Strongylocentrotus* par du sperme d'*Arbacia* a des suites encore plus inattendues. Ici, non seulement la morphologie de la fécondation est normale, mais celle des premiers stades de la segmentation l'est également (BALTZER, 1910). Les chromosomes mâles et femelles participent à tous les processus, tout en conservant parfaitement la forme, la taille et le nombre caractéristique des espèces auxquelles ils appartiennent. Puis à un moment donné, la jeune blastula subit une sorte de crise pendant laquelle la chromatine paternelle est brusquement éliminée des noyaux. Si l'œuf surmonte cette crise, il peut continuer à se développer et donne un pluteus de *Strongylocentrotus* [1].

[1] Il est intéressant de noter que dans le croisement inverse : *Arbacia* ♀ × *Sphaerechinus* ♂, il se produit une élimination de 18 chromosomes paternels dès les premières mitoses de segmentation. Il en est de même, et ceci est plus remarquable encore, dans les croisements *Echinus* ♀ ou *Strongylocentrotus* ♀ par *Sphaerechinus* ♂, alors que les inverses marchent très bien et sans élimination (BALTZER). Les chromosomes de *Sphaerechinus* font donc mauvais ménage avec tous les œufs d'une autre espèce. Cela paraît être dû à la forme et à la taille de certains d'entre eux, qui restent en retard au moment de l'anaphase et ne sont pas repris par les noyaux-filles en reconstitu-

On aura certainement remarqué que les croisements qui viennent d'être envisagés constituent une série régulièrement graduée, au cours de laquelle on voit la fécondation se compléter progressivement : à son point de départ, elle est presque de la parthénogénèse ; au dernier terme elle s'arrête au seuil de sa réalisation *définitive*. Il n'y manque plus que l'incorporation, à tout jamais, du noyau apporté par le spermatozoïde étranger. Et remarquons que cette fécondation partielle n'a de résultat véritable, c'est-à-dire n'est capable d'être immédiatement suivie d'une ontogénèse, que quand l'amphimixie nucléaire s'est produite et a duré assez longtemps.

Mais il est un autre fait, très intéressant. La gradation de la série se mesure, en réalité, à la capacité progressivement croissante des noyaux spermatiques de vivre dans un protoplasme étranger pour eux, de participer à son métabolisme et de s'assimiler les substances qu'ils y trouvent.

En revanche, les centrosomes accompagnant ces mêmes noyaux seraient, eux, beaucoup moins délicats, beaucoup moins spécifiques, puisque dans tous les croisements que nous avons passés en revue, ils s'accroîtraient et se multiplieraient dans les cytoplasmes où on les aurait introduits : un centrosome spermatique de Mollusque ou d'Annélide, non seulement vivrait, mais proliférerait dans les plasmas des œufs d'Oursins ; un noyau, au contraire, y est dissous ou en est rejeté !

Il y a là, manifestement, quelque chose qui heurte la

tion. Dans des cas de ce genre, l'élimination chromatique est due à des causes purement mécaniques et la capacité ou l'incapacité d'assimilation ne sont pas en cause.

raison. Aussi pensons-nous qu'on a peut-être été trop loin en admettant comme certain que, dans ces croisements, les centrosomes de la segmentation ont été apportés par le spermatozoïde. On se rappelle que, parmi les manifestations dynamiques provoquées par l'activation de l'œuf, l'une des plus frappantes est le pouvoir qu'acquiert le cytoplasme ovulaire de s'irradier puissamment. Le grain qui occupe le centre de l'énergide dans la fécondation normale est, physiologiquement, un centrosome, et il est très admissible qu'il dérive directement de celui que possédait le spermatozoïde. Mais il est parfaitement démontré que des grains tout à fait analogues peuvent prendre naissance dans l'œuf lui-même, au contact d'un noyau ou même de détritus nucléaires (F.-R. Lillie, Bataillon, Herlant). Que l'on considère ou non ces grains comme de simples nœuds de coagulation des colloïdes protoplasmiques, il n'en est pas moins vrai que, fonctionnellement, ils ont la valeur de centrosomes, tels que les définissent les morphologistes [1].

Nous inclinons donc à croire que dans la fécondation partielle *hétérogène*, le centrosome qui occupe le centre de l'énergide de l'œuf activé n'est, à aucun titre, un organe importé par le spermatozoïde, mais a pris naissance sur place, et est avant tout la conséquence de l'irradiation du cytoplasme ovulaire provoquée par l'activation. Si l'on tient à l'élever au rang d'organe, il faut le considérer comme formé dans l'œuf et par l'œuf ; dès lors il est tout naturel qu'il y vive et s'y développe.

En ce qui concerne le noyau, sa résolution cyclique

[1] Inutile d'insister sur les différences profondes qui séparent cette conception des archoplasmas et autres formations analogues.

en chromosomes, sa taille et l'aisance avec laquelle la technique histologique le met en relief, rendent son étude plus commode ; on va voir qu'elle est aussi plus importante et surtout plus suggestive.

Le perfectionnement progressif que l'on constate dans la série des fécondations partielles que nous avons dressée est, comme nous l'avons remarqué déjà, essentiellement caractérisé par une persistance de plus en plus durable du matériel chromatique mâle dans le noyau de l'œuf fécondé. Au bas de la série, il est incapable de participer aux actes primordiaux de la fécondation. Mais plus on s'élève, moins se font sentir les conséquences de l'hétérogénéité des gamètes ; au dernier terme qui ait été décrit, le noyau spermatique, non seulement se fusionne avec le pronucleus femelle, mais parcourt plusieurs fois avec lui le même cycle évolutif : il se divise, il augmente sa substance aux dépens de celle de l'œuf ; il assimile, par conséquent, des éléments nutritifs du milieu où il se trouve.

Cependant, malgré cette adaptation en apparence parfaite, à un moment donné et pour une cause qui nous échappe encore totalement, une incompatibilité apparaît ; au lieu de continuer à se nourrir et à croître, la chromatine étrangère est elle-même ou bien digérée, ou tout au moins expulsée.

Or il est un point sur lequel il faut insister, parce qu'il est très remarquable : les chromosomes d'*Arbacia*, par exemple, introduits dans un œuf de *Strongylocentrotus* restent, tant qu'ils vivent, des chromosomes d'*Arbacia* ; ils conservent malgré tout leur taille et leur forme, leur nombre aussi reste le même !

Ce fait n'est pas un mince argument en faveur des idées régnantes sur la permanence et la continuité des chromo-

somes. Nous ne reviendrons plus sur ces théories au sujet desquelles nous avons déjà exprimé notre pensée, mais nous devons retenir, de ce qui vient d'être dit, que deux substances figurées, de composition hétérogène, vivant une vie *commune* dans une même cellule, conservent une autonomie étonnante et, en dépit de leurs échanges mutuels, gardent leurs caractères distinctifs [1]. Cela prouve, nous semble-t-il, et c'est là une acquisition qui est loin d'être négligeable, que de grandes différences morphologiques ne correspondent pas nécessairement à des différences profondes dans la constitution physico-chimique des protoplasmes.

Dans un autre ordre d'idées, l'élimination précoce ou plus ou moins retardée de la chromatine mâle dans les fécondations hétérogènes dont le produit est du type purement maternel, semble être, de prime abord, un puissant argument en faveur de l'idée, défendue par O. Hertwig, Strassburger et d'autres, qui localise dans le noyau le substratum matériel des tendances héréditaires.

Il n'en est rien cependant ; une expérience de Godlewski (1906), que nous connaissons déjà, le prouve abondamment.

Le moment est venu d'en reparler, parce que, malgré ses apparences de fécondation parfaite, le croisement effectué par Godlewski clot en réalité la série des fécondations partielles examinées jusqu'ici.

Cet auteur a pu féconder des œufs d'Oursin (*Echinus*

[1] L'idée du parasitisme vient ici à l'esprit. Mais il suffit d'y réfléchir un peu pour voir qu'elle n'a que la valeur d'un terme de comparaison. Dire que les faits dont nous parlons sont du parasitisme est une explication purement verbale.

ou *Strongylocentrotus*) par du sperme d'un Crinoïde : *Antedon rosacea*. Les deux pronuclei copulent entre eux et leurs chromosomes prennent une part égale aux mitoses de segmentation. A aucun moment on n'observe d'élimination de la chromatine mâle ; celle-ci trouve donc dans l'œuf d'Oursin toutes les conditions nécessaires à son accroissement et à l'accomplissement des phases rythmiques de son activité. La fécondation semble parfaite ; le développement marche bien, mais il se fait selon le type exclusivement maternel, et le pluteus qui en provient est très purement celui d'un *Echinus* ou d'un *Strongylocentrotus*.

L'éloquence de ces faits est suffisante pour que nul ne s'étonne que Godlewski soit de ceux qui dénient au noyau le monopole exclusif de l'hérédité. Laissant provisoirement de côté ce point, que nous discuterons ailleurs, relevons surtout que le spermatozoïde d'*Antedon* a accompli tous les actes de la fécondation, y compris une amphimixie nucléaire probablement définitive. Pendant tout le cours de la segmentation, le noyau mâle a donc profité, au même titre que le noyau femelle, de la synthèse de chromatine dont le cytoplasme est le siège ; car cette synthèse paraît être, chez l'Oursin du moins, un fait bien démontré (Masing, Godlewski, J. Bury, Konopacka, etc.) [1].

Il est déconcertant, il faut l'avouer, que dans ces conditions, le mâle n'exerce aucune influence sur le cours du

[1] Fauré-Frémiet nie qu'il y ait une synthèse de chromatine dans l'œuf d'*Ascaris* en segmentation. Mais il est fort possible que, dans ce cas spécial, elle soit masquée, ou peut-être neutralisée, par la « diminution chromatique » relativement considérable subie par les chromosomes des cellules somatiques.

développement, mais on pourrait y trouver, sans trop de peine, une explication vraisemblable : il ne suffit pas, pour qu'une fécondation aille jusqu'à l'apport de tendances héréditaires, que le noyau étranger assimile, c'est-à-dire rende semblable à lui-même, des produits de synthèse du cytoplasme ; il faut encore que la réciproque soit vraie et que le chimisme de l'œuf subisse aussi l'influence de l'activité fonctionnelle du noyau. Cette condition est, à coup sûr, nécessaire pour qu'une fécondation soit suivie d'hybridation.

Nous ignorons tout de cet échange réciproque, mais nous pouvons supposer, en attendant mieux, que les chromosomes d'*Antedon* vivent dans l'œuf d'Oursin sans rien lui rendre, en retour, qui soit capable de le modifier et d'influencer sa structure. C'est en cela, que le croisement *Echinus* × *Antedon* diffère de ceux qui sont suivis d'hybridation véritable et où le produit offre un mélange de caractères paternels et maternels ; car alors seulement on peut affirmer que la fécondation a été totale.

On voit donc que l'expérience de Godlewski réalise le dernier chaînon de la série inaugurée par celles de Bataillon et de Kupelwieser ; avec elle la fécondation partielle s'arrête au seuil de la fécondation totale.

*
* *

Les croisements accompagnés de fécondation partielle suggèrent certains rapprochements, assez intéressants pour justifier un examen attentif.

Dans tous, sauf dans le dernier, la chromatine mâle est éliminée dès les premières phases du développement embryonnaire. Au contraire, dans le produit d'*Echinus* par

Antedon, elle ne l'était pas encore aux stades les plus ultimes sur lesquels l'observation a pu porter, mais tout incite à croire que si l'on réussissait à élever dans de bonnes conditions [1] les plutei obtenus, on verrait se produire, à un moment donné, l'épuration nucléaire ; et si alors les organes génitaux étaient formés, il est à peu près certain que l'observateur non prévenu qui y ferait l'étude de l'oogénèse ou de la spermatogénèse, prendrait l'élimination de la chromatine paternelle pour une forme spéciale et un peu aberrante de la réduction chromatique qui, chez tous les êtres vivants, caractérise spécifiquement l'évolution des produits sexuels. Comme conséquence l'idée naît et se précise, que cette réduction normale pourrait bien n'être, elle aussi, que l'élimination, *mais après un long et fructueux usage*, d'une substance étrangère introduite au moment de la naissance de l'individu, par l'agent fécondant.

Nous pressentons déjà les objections multiples que l'on peut opposer à cette interprétation : les unes sont de principe, les autres de fait.

On dira que nous en revenons à l'ancienne théorie, défendue par Ed. Van Beneden (1883) et par Ch. Sedgwick Minot, de l'hermaphroditisme originel des cellules sexuelles ; pour eux, en effet, la formation des globules polaires est, en réalité, l'expulsion des éléments mâles contenus dans l'œuf.

Sans doute, il y a un fonds commun entre cette manière de voir et celle que nous avons émise, mais il réside plus dans les mots que dans les idées qu'ils expriment. On sait

[1] On sait que l'élevage des larves d'Echinodermes les plus normales et les plus vigoureuses est extrêmement difficile (Cf. Delage).

très bien, aujourd'hui, que ce n'est pas la maturation qui détermine le sexe de l'œuf ; sauf dans le cas très spécial des Phylloxeras et des Aphides il ne *devient* pas femelle après qu'il a subi la réduction chromatique, il l'était avant et il le reste après. Si, quand il forme ses globules polaires, l'œuf rejette réellement ses chromosomes paternels, nous savons très bien que ces chromosomes sont ceux d'un spermatozoïde déterminant du sexe femelle ! La découverte de l'hétérochromosome, qui est de beaucoup postérieure à l'époque où Ed. Van Beneden faisait ses recherches (1883), impose un important correctif à l'hypothèse du grand embryologiste belge ; mais épurée de l'erreur d'un hermaphrodisme initial de l'œuf, et réduite à l'idée que la maturation est l'élimination de la chromatine paternelle, elle redevient parfaitement admissible.

Tout le monde se rappelle l'objection capitale qui lui fut faite et que l'on répète parfois encore aujourd'hui : si l'œuf, quand il mûrit, se débarrasse de ce qui lui vient de son père, comment le produit qui en naîtra pourrait-il tenir certains caractères de ses grand-parents paternels ? Cette objection, qui a suffi à faire tomber la théorie dans l'oubli pendant toute une génération, n'a pourtant aucune valeur [1]. Elle a son point de départ dans la notion, alors

[1] Ainsi que nous l'avons dit (page 72), on a reconnu dans un nombre de cas déjà appréciable que dans les cellules somatiques et sexuelles, les chromosomes sont répartis en deux séries, chaque terme de l'un ayant son équivalent de forme et d'aspect dans l'autre. Quand la maturation se prépare, ce sont les partenaires des deux séries qui s'apparient. Tout le monde admet que ces deux séries sont, l'une d'origine paternelle, et l'autre d'origine maternelle. Mais ce que beaucoup d'auteurs contestent, c'est qu'après leur appariement, elles se disjoignent simplement lors de la première mitose de matu-

nouvelle et prise comme article de foi par la grande majorité des biologistes, que toute l'hérédité est dirigée par un plasma germinatif immuable, un idioplasme probablement fixé dans les chromosomes qui agissent à la façon de « principes directeurs » et peuvent changer ce qui les entoure sans se modifier eux-mêmes.

Mais cette notion, à laquelle nous consacrerons quelques lignes à la fin de ce livre, ne résiste pas à la critique d'une saine physiologie. La substance d'un spermatozoïde, qui

ration. Presque tous prétendent — il ne faut guère en excepter que Schreiner, Gérard et Mohr, — que lors du synapsis, les composants des anses bivalentes non seulement sont accolés, mais se fusionnent, et qu'à ce moment il doit se faire entre eux des échanges de substances. Quand ils se séparent, ils ne seraient donc plus les mêmes qu'au moment de leur accouplement : ils seraient tous, alors, un mélange de particules maternelles et paternelles. L'élimination d'une des deux séries ne ferait donc que rejeter un trop-plein. Evidemment, ce ne sont là que des suppositions, sans autre base objective que l'aspect compact et dense des chromosomes appariés pendant le synapsis ; mais elles paraissent nécessaires à certains esprits qui, comme H. von Winiwarter et plus récemment Edm.-B. Wilson, déclarent que la conjugaison des chromosomes serait incompréhensible sans elles. Sans doute, elle est énigmatique, mais peut-être relève-t-elle de facteurs beaucoup plus simples qu'on ne le croit. On a une tendance exagérée à supposer que les images microscopiques compliquées sont l'expression de processus complexes ; c'est une erreur évidente.

Pour nous résumer, nous dirons que nous admettons la conjugaison parallèle des chromosomes, nous ne nions pas qu'ils ne puissent même se souder, mais nous ne pouvons admettre qu'ils attendraient ce moment pour faire entre eux des échanges de substances qu'ils ont eu l'occasion d'effectuer maintes fois auparavant : lors des reconstitutions nucléaires qui ont suivi toutes les divisions cellulaires depuis la segmentation de l'œuf fécondé. Quant à l'usage que des théoriciens du mendelisme ont fait de ces suppositions, il tombe avec elles.

a vécu pendant toute une vie individuelle dans un œuf d'abord, ensuite dans *toutes* les cellules du corps de l'embryon et de l'organisme qui en procède, qui a imprimé sa marque tant sur le développement ontogénétique que sur les caractères personnels de l'adulte, doit avoir laissé des traces dans ce milieu ; elle a dû le modifier assez dans l'intimité de sa composition pour que ces traces soient devenues indélébiles, même après la disparition de la cause qui les a produites.

Si l'objection de principe peut être aisément réfutée, il subsiste, contre l'hypothèse que nous défendons, des arguments de faits qui sont plus graves. Le plus important consisterait à dire que si elle est applicable à l'oogénèse, elle ne l'est pas à la spermatogénèse ; ici, en effet, il ne peut pas y avoir d'élimination de chromatine, puisqu'aux dépens d'un spermatocyte, il se forme quatre spermatozoïdes également fonctionnels. Mais si le terme d'élimination n'est, en effet, pas applicable en l'espèce, il peut très bien être remplacé par celui de *disjonction*.

Certes ce changement de mot prend un peu l'apparence d'un artifice destiné à sauver la théorie, mais telle n'est pas notre pensée. Nous voyons dans la disjonction des chromatines paternelle et maternelle au cours de la spermatogénèse, un moyen extrêmement simple et clair d'expliquer le dimorphisme des spermatozoïdes, et nous ajouterons même que nous n'en voyons pas d'autre.

Quel que soit le sort que l'avenir réserve à toutes ces considérations, il nous a paru utile de les développer parce que, des données de la fécondation partielle surgit, pour la première fois dans la science, une lueur permettant d'entrevoir *la causalité* d'un phénomène aussi inexplicable que l'était jusqu'ici la réduction caryogamique.

*
* *

Nous avons parlé de la parthénogénèse artificielle, envisagée en tant que technique expérimentale servant à l'analyse de la fécondation. Il existe, chez bon nombre d'animaux, une *parthénogénèse naturelle* ; l'œuf y est capable d'un développement complet et normal sans l'intervention d'un spermatozoïde. Très répandue chez les Arthropodes, on la trouve aussi à l'état sporadique dans d'autres groupements du règne animal (Annélides, Nématodes, Cestodes, etc.). Le plus souvent, elle fait partie d'un *cycle*, c'est-à-dire qu'une ou plusieurs générations parthénogénétiques s'intercalent entre une génération sexuée initiale et une autre terminale ; mais il y a des exceptions à cette règle et l'on verra plus loin que certaines espèces sont capables de se reproduire indéfiniment par voie parthénogénétique [1].

Dans le premier chapitre de ce livre, il a été dit qu'au point de vue physiologique, la parthénogénèse naturelle se rattachait directement à la génération agame et spécialement à la sporulation et au bourgeonnement. S'il est exact que, dans certains cas (les Méduses, d'après Chun), le bourgeon procède d'une unique cellule du corps maternel, le rapprochement devient tout à fait saisissant et ce qu'il paraissait avoir d'artificiel s'atténue.

Néanmoins, il ne faut pas perdre de vue, que l'œuf parthénogénétique n'en reste pas moins un œuf, c'est à-

[1] La signification biologique des cycles, les changements qui peuvent y être apportés, etc., sont très bien traités dans le livre de Caullery sur la sexualité. Nous ne pouvons qu'y renvoyer le lecteur.

dire une cellule sexuelle femelle qui a parcouru, au cours de son oogénèse, la série des transformations par lesquelles passent tous les œufs. On ne connaît, à ce point de vue, qu'une différence importante : au lieu d'expulser deux globules polaires, il n'en forme souvent qu'un. Il y a cependant des exceptions et parfois la maturation est complète et régulière. Tels sont les œufs dont la parthénogénèse est facultative (Cf. HENNEGUY, 1904), c'est-à-dire qui, en principe, sont destinés à être fécondés, mais qui peuvent se passer du spermatozoïde si, par hasard, les mâles font défaut et si certaines conditions extérieures le leur permettent [1].

La parthénogénèse naturelle d'un œuf ne paraît pas être, au point de vue physiologique, un problème bien compliqué ; en effet, pour que son développement puisse se mettre en marche et se dérouler régulièrement, il doit lui suffire d'être *activé*, c'est-à-dire qu'il n'a besoin que d'un excitant dont l'effet soit analogue à celui du premier temps des méthodes classiques de parthénogénèse expérimentale. Or, on a vu que cet effet peut être produit par les agents les plus divers ; chez les Astéries une légère élévation de température, voire un simple secouage peuvent suffire à la provoquer, à condition que l'œuf ait commencé sa maturation nucléaire.

Dès lors, il est extrêmement vraisemblable que le déclanchement de l'ontogénèse, dans la parthénogénèse natu-

[1] Nos connaissances sur la cytologie de la maturation dans les œufs parthénogénétiques sont d'ailleurs fort incomplètes. La plupart des travaux dont elle a fait l'objet sont assez anciens et dans beaucoup d'entre eux, les auteurs sont partis d'idées préconçues. Il serait fort utile que cette étude fût reprise avec les méthodes techniques dont nous disposons actuellement.

relle, ressortit de causes très simples : changement d'état du milieu maternel au moment de la ponte ou, après celle-ci, influence pure et simple du milieu extérieur nouveau dans lequel l'œuf se trouve placé. Le problème se pose donc à nos yeux sous une forme telle, que l'expérience qui chercherait à le résoudre apparaîtrait *a priori*, comme la vérification élémentaire d'une idée presque évidente par elle-même [1].

L'étude des potentialités de l'œuf parthénogénétique, des causes et du mécanisme de sa réaction, etc., ne semble donc pas devoir être très féconde. En revanche, l'explication du cycle dans lequel, en général, il est intercalé, la recherche des facteurs qui ont permis l'établissement de ce cycle et de ceux qui peuvent le modifier est beaucoup plus captivante.

Il serait fort intéressant de connaître l'ensemble des conditions qui assurent l'alternance régulière des générations sexuées et des générations parthénogénétiques, chez les organismes à sexualité cyclique, comme les Rotifères et beaucoup d'Insectes.

Ces questions, malgré leur importance biologique, n'ont avec celles que nous traitons ici que des rapports lointains, et il faudrait de longs chapitres pour les exposer avec l'ampleur qu'elles méritent. Le lecteur qui voudrait se familiariser avec elles trouvera dans le livre d'Henneguy (1904) une excellente description de la biologie sexuelle d'un certain nombre d'Insectes, et dans le volume que Caullery (1913) a consacré aux problèmes de la sexualité, un exposé clair des recherches dont elles ont été l'objet, appuyé sur une critique judicieuse.

[1] Il est vrai que la vérification d'idées soi-disant évidentes pa elles-mêmes a été bien souvent l'occasion de découvertes inattendues

Un point seulement retiendra notre attention. L'œuf normalement parthénogénétique, avons nous dit, est un œuf qui n'a plus besoin d'être fécondé. Cela peut être un perfectionnement, mais on peut, avec autant de raison, le considérer comme une dégradation. Peu importe d'ailleurs, car ce qui nous intéresse avant tout, c'est de savoir si la reproduction parthénogénétique peut assurer indéfiniment la continuité de l'espèce.

Bien que certains faits positifs tendent à accréditer cette manière de voir, on peut formuler en principe qu'une fécondation *doit* être la conclusion naturelle d'une série de développements qui se sont faits sans elle. On se rappelle, soit dit en passant, que le même principe s'applique strictement aux divers modes de reproduction agame.

Telle est aussi la conclusion à laquelle a été amené Marchal à la suite de ses belles recherches sur les Chermès.

Le cycle de ces Insectes est très compliqué : une série de quatre générations parthénogénétiques successives, hétéromorphes, s'intercalent entre une génération sexuée initiale et une autre, terminale.

Or, chez le Chermès du pin, les individus issus de formes sexuées, c'est-à-dire les fondatrices, ont une descendance parthénogénétique très abondante ; cette fécondité diminue progressivement dans les générations suivantes et les représentants de la dernière d'entre elles, les ailés sexupares, n'arrivent plus qu'à pondre un petit nombre d'œufs d'où sortiront les individus sexués qui recommenceront le cycle ; et encore faut-il, pour cela, qu'ils aient accompli une migration *active* sur l'Epicea oriental. La fécondation est donc l'aboutissant final d'une série qui se dégrade peu à peu et elle semble vraiment sauver l'espèce de l'extinction totale.

Mais il faut apporter à cette conclusion une restriction importante. S'il est exact qu'une fécondation soit indispensable pour que l'espèce se maintienne *complète*, c'est-à-dire successivement représentée par les individus hétéromorphes des diverses générations, les formes parthénogénétiques peuvent cependant se perpétuer indéfiniment quand les conditions nécessaires à l'apparition de la forme sexuée viennent à faire défaut. Ainsi le *Chermes pini* doit accomplir sa migration sur l'Epicea oriental, et comme celui-ci fait défaut dans les forêts de France, la forme sexuée avorte ou reste sans descendance [1]. La race française du *Chermes pini* se reproduit exclusivement par parthénogénèse. Elle ne paraît pourtant pas près de s'éteindre !

La reproduction parthénogénétique peut donc devenir indéfinie sous l'influence de certaines conditions de milieu, mais Marchal a clairement montré que ce faciès biologique nouveau est tout à fait secondaire.

Il n'est pas inutile de rappeler à ce point de vue, que chez les Protozoaires aussi, on a pu prolonger pendant des milliers de générations la propagation par division (Woodruff) ; il n'en est pas moins vrai que c'est la conjugaison qui sauvera l'espèce de l'extinction, le jour où elle en sera menacée.

*
* *

Nous nous sommes efforcé dans les deux chapitres précédents et dans celui-ci, de montrer la succession des changements que subit la cellule sexuelle primordiale

[1] Marchal en voit la cause dans ce qu'il appelle la *spanandrie*, c'est-à-dire l'absence ou la rareté excessive des mâles.

dans sa forme, sa composition et ses propriétés apparentes, jusqu'au moment où elle est prête à inaugurer l'ontogénèse d'un nouvel organisme. La possibilité même de rattacher les uns aux autres un très grand nombre de faits, et de pouvoir les ranger dans un ordre compréhensif et satisfaisant notre logique, met sur la trace des lois qui en dirigent la manifestation.

Nous avons pu énoncer quelques-unes de ces lois, et même si leur formule actuelle ne doit être considérée que comme provisoire, elles jalonnent néanmoins utilement la route qu'a suivie la science dans ces vingt ou vingt-cinq dernières années.

Nous avons étudié l'œuf au cours de son oogénèse jusqu'au moment où, ayant atteint son équilibre de maturation, il devient inerte, son métabolisme s'arrêtant. Nous savons, partiellement, ce que cache cet état d'inertie qui, s'il perdure trop longtemps, n'a d'autre issue que la mort. L'analyse de la fécondation a montré par quelle série d'actes le spermatozoïde, en sauvant la vie de l'œuf, remanie les substances qui le composent et rassemble dans un ordre déterminé les pièces d'un mécanisme qui va pouvoir se mettre en marche.

Alors, le développement commence. Nous savons déjà qu'il ne se fera pas au hasard : il y a des localisations dans l'œuf et elles joueront, dans toutes les différenciations ontogénétiques, un rôle essentiel.

A ce moment s'ouvre un nouveau chapitre de l'embryologie. Aux questions d'ordre tout à fait général que nous avons examinées jusqu'ici, vont s'en substituer d'autres, de plus en plus spéciales au fur et à mesure que l'œuf avancera dans son évolution. C'est à l'étude de quelques-unes d'entre elles que seront consacrées les pages qui vont suivre.

CHAPITRE VI

LA SIGNIFICATION DE LA SEGMENTATION

Sommaire. — La segmentation n'a que la valeur d'un morcellement et nullement d'un processus morphogène. — Notions des potentialités réelle et totale des blastomères. — Œufs à développement en mosaïque, œufs à développement régulateur et leurs intermédiaires. — Interprétation de ces trois catégories et relations qu'elles affectent entre elles. — Conditions nécessaires pour que les phénomènes régulateurs puissent se produire. — Polyembryonie naturelle. — Signification véritable des caractères extérieurs des localisations germinales.

La répartition des localisations germinales de part et d'autre d'un plan de symétrie bilatérale prépare, avons-nous vu, le tracé du développement que l'œuf fécondé va parcourir.

Il s'agit maintenant de rechercher : *a*) la nature des relations qui peuvent exister entre l'orientation des plans de segmentation et la répartition des localisations germinales ; *b*) la signification réelle qu'il convient d'attribuer à ces dernières.

Au point de vue purement descriptif, et lorsqu'on s'adresse à des formes bien choisies, la segmentation paraît être un processus très simple. Partout elle suit une marche régulière et les plans de clivage sont généralement orientés dans un sens bien déterminé ; il n'y a peut-être d'exception que pour les Méduses (Zoja) et pour certains Vers fortement dégradés par le parasitisme

(Halkin), où l'œuf s'émiette en blastomères d'une façon quelconque.

C'est grâce à cette régularité qu'on a pu, dans bon nombre de cas favorables (Tuniciers, Mollusques, Annélides, Planaires, Echinodermes, Nématodes), établir la destinée de chacun des premiers blastomères et, par conséquent, de chacune des parties de l'œuf, en en suivant l'évolution de stade en stade jusqu'à la constitution d'une forme larvaire caractéristique [1]. Dans cet ordre d'idées, on peut dire que la découverte faite par W. Roux (1883) et Pflueger dans l'œuf de grenouille, puis par Ed. Van Beneden et C. Julin (1884) dans l'œuf d'Ascidie, de la coïncidence du premier plan de segmentation et du plan de symétrie bilatérale de la larve, marque une date dans l'histoire de nos connaissances.

Elle était susceptible de diverses interprétations : Roux y vit la preuve que les divisions du noyau de l'œuf sont qualitativement inégales et sa « théorie de la mosaïque » a longtemps reposé sur cette idée qu'il a dû complètement modifier plus tard (1903) ; la manière de voir qu'il a défendue depuis dans de nombreux écrits, profonds mais parfois quelque peu obscurs, offre maints points de contact avec celle que le lecteur trouvera dans ce livre.

Quant à Ed. Van Beneden, dès ses premiers travaux sur la structure de l'œuf, la notion de sa composition symétrique bilatérale lui était venue et l'allure de la segmentation chez les Tuniciers lui semblait en être la confirmation.

L'historique de ces questions nous entraînerait fort loin ; l'espace nous étant limité, nous allons examiner,

[1] Nous en avons déjà parlé au chapitre IV.

sans autre préambule, comment, à l'heure actuelle, on doit comprendre la segmentation en tant que processus ontogénétique.

En définitive, la question est celle-ci : le fait pour un œuf de se diviser en cellules de plus en plus réduites jusqu'à ce qu'un stade blastula soit atteint, n'est-il qu'un découpage de l'œuf en territoires de plus en plus petits qui se différencieront par eux-mêmes, ou bien crée-t-il quelque chose de nouveau, en provoquant par lui-même une *différenciation ?*

Le lecteur attentif à l'exposé que nous avons fait dans les précédents chapitres, ne doute certainement pas de la réponse que nous donnerons à cette question. La segmentation, pour nous comme pour la plupart des embryologistes qui ont mis en œuvre la méthode expérimentale, est uniquement un morcellement de l'œuf et n'a par elle-même aucune valeur formative. Elle ne crée pas de nouvelles localisations germinales, elle ne déplace pas celles qui existaient et elle respecte la répartition symétrique bilatérale de l'œuf. Le seul fait nouveau qui apparaisse pendant qu'elle se poursuit, c'est que les potentialités régionales, au fur et à mesure qu'elles s'isolent en des blastomères définis, deviennent plus fixes, plus stables et prennent un caractère déterminatif de plus en plus impérieux : la composition mosaïque de l'œuf fécondé, qu'il est parfois difficile de déceler à ses débuts, s'affirme et se précise avec les progrès de la segmentation (Edm.-B. Wilson, Fischel, etc.).

Cette conception de la formation des blastomères et de l'acquisition, par eux, de leurs propriétés spécifiques, a soulevé de nombreuses controverses. Que de discussions, souvent même fort acerbes, ont porté, il y a quelques

années surtout, sur l'isotropie ou l'anisotropie de l'œuf, sur l'influence, déterminante ou non, de l'orientation des plans suivant lesquels les blastomères se séparent les uns des autres, etc.!

Cette époque était celle où l'embryologie expérimentale, sous l'impulsion puissante de Roux, commençait à prendre pleinement conscience de ses buts et de ses méthodes ; on ne distinguait pas toujours l'essentiel de l'accessoire, et surtout on était enclin à généraliser, en en exagérant la portée, quelques faits saillants que les recherches de la première heure avaient mis en lumière. Roux, H. Driesch et O. Hertwig ont pris, dans ces débats, une part prépondérante.

On peut retracer les étapes de l'acquisition et de la consolidation de nos connaissances sur la valeur de la segmentation en tant que processus, en rappelant brièvement les aspects successifs qu'a revêtus le problème dans l'œuf de la grenouille rousse (*Rana fusca*) où il a été pour la première fois formulé.

Dès ses premières recherches sur la mécanique du développement embryonnaire, Roux annonçait que le premier plan de segmentation de l'œuf de grenouille coïncidait avec le plan de symétrie bilatérale de l'embryon, et que la destruction par piqûre de l'un des deux blastomères qui en dérivent, avait pour conséquence la formation, aux dépens du survivant, d'un hémiembryon droit ou gauche[1] (fig. 49). La même opération, pratiquée sur des

[1] Roux ajoutait, et il a insisté sur ce point à diverses reprises, que l'hémiembryon pouvait se compléter ultérieurement, par un processus assez complexe qu'il appelait *postgénération*.

Il semble bien que la postgénération n'existe pas, ou du moins n'a pas la signification que lui accordait Roux. (Voir sur ce sujet :

œufs segmentés en quatre, bien que donnant des résultats moins nets, provoquait aussi la formation d'embryons partiels, notamment d'hémiembryons antérieurs [1]. Ce fut l'origine de la théorie qui considère la segmentation comme un travail de mosaïque, caractérisé par des divisions qualitativement inégales des noyaux.

O. Hertwig, quelques années plus tard (1893), reprenant les expériences de Roux, ne les confirma pas. Pour lui, la lésion d'un blastomère altère bien le développement de son congénère, il y a production de monstres, mais ceux-ci sont divers, quelconques, souvent non analysables, et cette variété même exclut toute possibilité d'une comparaison de la segmentation avec un travail de mosaïque. De plus, en comprimant des œufs de grenouilles entre deux lames de verre ou dans un tube étroit, on force les noyaux à se répartir tout autrement qu'ils ne le font normalement, et cependant on obtient quand même des embryons normaux : la division qualitativement inégale des noyaux est donc une erreur. En réalité l'œuf est isotrope, les premiers blastomères tiennent leur destinée ontogénétique, non pas d'eux-mêmes, mais des relations qu'ils affectent entre eux, des actions réciproques qu'ils exercent les uns sur les autres, de l'influence du milieu extérieur. A la même époque et dans les années qui suivirent, les brillants résultats obtenus principalement par H. Driesch en appliquant des mé-

Kurt Ziegler, Brachet (1904).) E. Laqueur (1909), dans un travail plus récent, a cherché, mais sans y réussir, à remettre en honneur la postgénération.

[1] Il est impossible d'obtenir des hémiembryons postérieurs pour des raisons bien connues d'ailleurs, mais dont l'exposé nous entraînerait trop loin (V. à ce sujet Brachet, 1904).

thodes analogues à l'œuf des Echinodermes, apportèrent un puissant renfort à l'argumentation d'O. Hertwig.

Mais un peu plus tard, grâce aux recherches de Morgan, Morgan et Tsuda, Morgan et Boring, O. Schultze, Roux, Kopsch, et d'autres encore, l'origine et la signification du croissant gris de l'œuf de grenouille furent reconnues telles que nous les avons décrites dans de précédents chapitres.

Dès lors, l'existence d'un plan de symétrie bilatérale dans l'œuf fécondé, donnait à la question du caractère déterminatif ou non de la segmentation, une précision qu'elle n'avait pas jusqu'alors. On reconnut notamment, que dans 60 ou 70 % des cas seulement, le premier sillon de segmentation passe très approximativement[1] par le plan de symétrie bilatérale ; que dans 8 à 10 % des œufs il lui est perpendiculaire, et que dans les autres, il fait avec lui un angle variable orienté vers la droite ou vers la gauche (fig. 48). (Morgan et A. Boring, 1903 ; Brachet, 1903-1904).

Le problème à résoudre expérimentalement surgit donc avec une grande clarté : la composition de l'œuf, spécialement sa symétrie bilatérale, est-elle fixe et immuable dès la fécondation, ou bien est-elle susceptible de remaniement pendant la segmentation et par elle ? La destinée des deux premiers blastomères est-elle toujours de donner les moitiés droite et gauche de l'embryon, ou bien au contraire est-elle variable et déterminée par la position du premier plan de segmentation vis-à-vis du plan de symétrie bilatérale *de l'œuf* ?

[1] Un écart de 10° n'est pas appréciable au simple examen extérieur. Par la méthode des coupes, nous avons constaté que la concordance parfaite n'existe que dans 40 à 50 % des cas.

Les faits ont donné à ces questions une réponse qui semble décisive ; voici la série d'expériences sur lesquelles elle repose : au moment où le premier sillon de segmentation apparaît, on choisit, dans une ponte naturelle ou artificielle de grenouille, un certain nombre d'œufs et

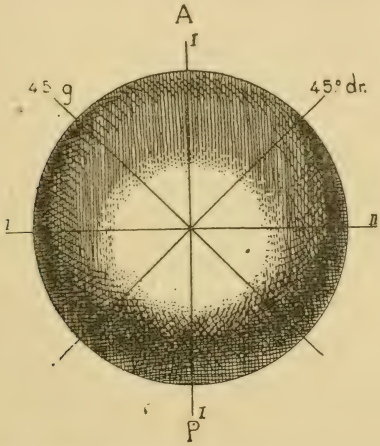

Fig. 48. — Œuf de *Rana fusca* fécondé, vu par son hémisphère inférieur, le croissant gris vers le haut de la figure. A, partie antérieure de l'œuf : P, partie postérieure ; I-I, plan de symétrie bilatérale et de première division dans les cas typiques ; II-II, second plan de division normal, perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale ; 45° dr et 45° g., premiers plans de division éventuels, obliques de 45° vers la droite ou vers la gauche, par rapport au plan de symétrie.

(D'après A Brachet.)

l'on répartit dans quatre vases distincts : *a*) ceux où, pratiquement, il y a coïncidence exacte entre les plans de segmentation et de symétrie bilatérale ; *b*) ceux où ces deux plans sont perpendiculaires l'un à l'autre ; *c*) ceux où ils font entre eux un angle de 45° ouvert vers la

gauche du croissant gris, et *d*) ceux où cet angle s'ouvre vers la droite (Voir fig. 48).

On tue alors, avec une fine aiguille légèrement chauffée, l'un des deux premiers blastomères ; le survivant se développe et donne naissance à un embryon partiel dont les

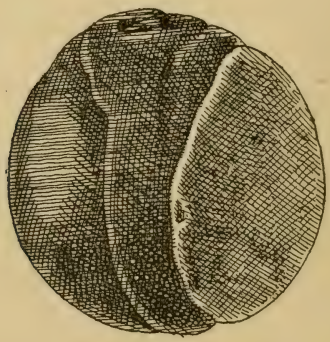

Fig. 49. — Hémiembryon latéral gauche de *Rana fusca* obtenu par piqûre du blastomère droit, lequel, resté en place, est nécrosé et plus clair dans le dessin.

(D'après A. Brachet)

caractères sont différents dans les quatre séries, mais uniformes et constants dans chaque série particulière.

Dans le vase *a*, il se forme des demi-embryons droits ou gauches (fig. 49, comp avec fig. 48), selon que l'on a piqué le blastomère gauche ou droit.

Dans le vase *b* pour des raisons qu'il est superflu de développer ici, c'est toujours le blastomère diamétralement opposé au croissant gris qui fut détruit (cf. fig. 48). Deux ou trois jours après on y trouve des embryons auxquels manquent totalement le bourgeon

caudal et la partie du tronc située immédiatement au-devant d'elle. En revanche, la tête, et toute la partie antérieure du corps sont bien conformées (fig. 50)[1]. La direction du plan de segmentation dans la série *c* (fig. 48), fait que l'un des blastomères, que l'on peut appeler anté-

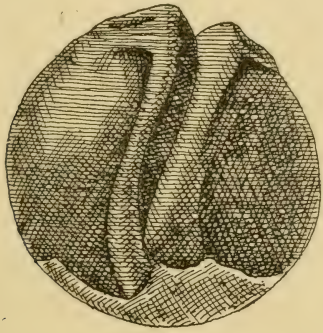

Fig. 50. — Embryon partiel de *Rana fusca* obtenu par destruction du blastomère postérieur (P) dans un cas où le premier plan de segmentation s'était fait suivant la ligne II–I (fig. 48). La partie caudale manque et est remplacée par une masse nécrosée.

(D'après A. Brachet.)

rieur-droit, contient toute la partie moyenne et la corne droite du croissant gris, tandis que son congénère n'a que la corne gauche. Si l'on tue ce dernier, il se forme un embryon (fig. 51) dont la tête est normale, mais dont le tronc devient de plus en plus partiel au fur et à mesure que l'on se rapproche de son extrémité caudale, la-

[1] On se rappelle que nous avons dit antérieurement que la tête de l'embryon se forme dans la partie la plus large du croissant gris.

quelle manque complètement : c'est en somme, un trois-quarts d'embryon antérieur-droit. Enfin, la série *d*, qui est la contre-épreuve de la précédente, donne les résultats présumés, c'est-à-dire qu'ils sont exactement inverses.

On voit donc que dans les quatre séries, *la destinée du*

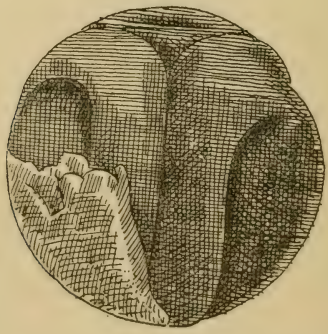

Fig. 51. — Trois-quarts d'embryon antérieur droit de *Rana fusca*, obtenu par destruction du blastomère postérieur gauche dans un cas où le premier plan de segmentation suivait la ligne indiquée par 45° g. dans la fig. 48.

(D'après A. Brachet.)

blastomère survivant dépend exclusivement de la portion du croissant gris qu'il contient.

Il serait à coup sûr impossible de donner une démonstration plus parfaite de l'importance des localisations germinales dans l'œuf de grenouille et de prouver avec plus d'évidence que la segmentation n'est qu'un découpage. En effet, la conclusion générale des faits que nous venons de décrire, doit être énoncée comme suit : *dans l'œuf fécondé de grenouille, quelle que soit l'orientation du premier plan de segmentation par rapport au plan de symétrie*

bilatérale, celle-ci se maintient intégralement dans tout le cours du développement ; toutes les parties et tous les organes primordiaux de l'embryon s'édifient en des endroits déterminés par la constitution matérielle et dynamique de l'œuf. Les localisations germinales sont donc bien des zones formatrices. Fixées en leur place définitive par la fécondation, elles restent immuables et la segmentation n'y change rien (Brachet, 1904).

Du même coup, le désaccord entre Roux et O. Hertwig disparaît, au moins en ce qui concerne les faits : les hémiembryons de Roux existent incontestablement [1], mais ils ne sont pas le seul résultat possible de la destruction d'un des deux premiers blastomères. O. Hertwig en a eu sous les yeux, lui aussi, mais son attention a été surtout attirée par les formes, bizarres à première vue, et inexplicables quand on n'en connaît pas l'origine, que l'on trouve régulièrement dans les séries *b*, *c*, et *d*, des expériences que nous avons décrites plus haut [2]. Or, nous venons de voir que ces formes, loin d'appuyer l'hypothèse de l'isotropie de l'œuf, prouvent la solidité des localisations germinales.

Voilà donc bien établie la signification de la segmentation *en tant que processus* dans l'œuf de grenouille et, d'une façon plus générale, dans l'œuf des Amphibiens [3].

[1] De nombreux auteurs, après Roux, en ont confirmé l'existence. Elle n'est donc plus discutable.

[2] En outre O. Hertwig a décrit des œufs dans lesquels la lésion destructive avait été trop forte, ou trop faible. Les formes que l'on obtient alors sont souvent, on le conçoit, très difficiles à analyser.

[3] Les recherches de Herlitzka (1896) et certaines de celles de Spemann (1901-1903) paraissent en contradiction avec les résultats expérimentaux qui viennent d'être décrits. Mais on verra plus loin que cette contradiction n'existe nullement.

On peut, sans crainte d'erreur grave, l'étendre à tous les œufs où des localisations germinales ont été reconnues [1] ; ceux où elles paraissent faire défaut sont très rares, et, nous l'avons déjà dit, rentreront probablement dans la règle générale quand on les aura mieux étudiés.

Dans un chapitre précédent nous avons exprimé l'idée, basée sur l'existence du lignage cellulaire, que les stades morula et même blastula n'ont d'importance qu'au point de vue ontogénétique et sont vraisemblablement dépourvus de toute portée phylogénétique.

Leur valeur consiste surtout en ce qu'ils préparent des différenciations ultérieures, en permettant aux blastomères de prendre la taille normale des cellules de l'espèce animale à laquelle elles appartiennent. L'œuf est, en effet, une cellule dont le corps cytoplasmique est considérablement hypertrophié ; le rapport nucléo-plasmique (voir page 184) y est profondément troublé et pour qu'il puisse se rétablir, il faut nécessairement que l'œuf s'émiette en *cellules* de plus en plus petites. A partir du stade blastula, ce résultat est atteint et l'on constate, en effet, que bien que les proliférations cellulaires continuent avec une extrême intensité, la taille des cellules ne diminue plus de façon appréciable dans les stades plus avancés. Elle se maintient à la normale parce que, dès ce moment, l'œuf se nourrit, soit aux dépens de matériaux venus de l'extérieur, soit en utilisant ses réserves deutoplasmiques. Le stade blastula marque donc bien une étape, une sorte de stade critique

[1] Cerfontaine (1907), dans une étude très soigneuse de l'œuf de l'*Amphioxus*, y a reconnu après la fécondation une symétrie bilatérale qui ressemble fort à celle des Amphibiens. Il a donc aussi des localisations germinales et, sur ces données nouvelles, son étude expérimentale mériterait d'être reprise.

dans la physiologie des cellules embryonnaires. Le simple morcellement auquel il doit son origine s'achève avec lui et fait place aux processus plus complexes des différenciations ontogénétiques.

Mais en même temps que la segmentation du cytoplasme s'effectue, il faut, pour que la relation nucléoplasmique soit réalisée, que la quantité de chromatine augmente dans une proportion correspondante : chaque mitose nucléaire doit donc être précédée ou suivie d'une synthèse de chromatine qui ne peut se faire qu'aux dépens du cytoplasme. De nombreuses et pénétrantes recherches dues à Godlewski, et à d'autres auteurs encore, ont prouvé que dans l'œuf d'Oursin cette synthèse se fait réellement ; il est très probable qu'on la découvrira dans les autres œufs [1]. Elle est, à ce qu'il semble, le seul processus chimique important et vraiment appréciable dont on puisse retrouver les traces pendant la segmentation.

∴

Chaque blastomère a sa destinée ontogénétique déterminée par la qualité et la quantité des matériaux qu'il contient et qui lui ont été répartis par une segmentation quelconque de l'œuf fécondé. Telle est la conclusion principale qui se dégage de la lecture des pages précédentes.

Mais nous nous hâtons de dire qu'elle n'est valable dans toute sa rigueur que lorsque l'œuf suit un développement parfaitement typique [2] ; elle n'a de portée qu'au

[1] Nous avons déjà remarqué antérieurement que Fauré-Frémiet se trompe peut-être quand il la nie chez l'*Ascaris*.

[2] Nous entendons l'expression *développement typique* avec le sens

point de vue purement descriptif, et, par conséquent, doit être soumise à une analyse plus profonde.

En réalité, elle ne fait que jeter les bases du grand problème de la *potentialité des blastomères* qui va, maintenant, retenir toute notre attention.

L'étude que nous avons faite jusqu'ici des localisations germinales et de leur répartition dans l'œuf et les blastomères qui en dérivent, nous a permis de reconnaître que telle zone de l'œuf ou, ce qui revient au même, tel blastomère qui en occupe la place, donnera naissance, au cours de ses différenciations, à telle partie déterminée du corps de l'embryon à l'exclusion de toute autre. Nous désignerons l'ensemble des facteurs qui provoquent une semblable évolution, sous le nom de *potentialité réelle*, traduisant ainsi en français le terme allemand de « prospektive Bedeutung » créé par H. Driesch dans ce but. La potentialité réelle d'un blastomère c'est donc le rôle qu'il joue dans une ontogénèse tout à fait typique. Un exemple concret fera mieux saisir la portée de cette définition : dans l'œuf de la grenouille rousse, quand le premier plan de segmentation coïncide exactement avec le plan de symétrie bilatérale, nous savons que les deux premiers blastomères placés de part et d'autre de ce plan, constitueront respectivement, au terme de leurs différenciations, les moitiés droite et gauche du corps de l'embryon. Leur pouvoir semble s'arrêter là : c'est leur po-

analytique que Roux (1903) lui attribue, c'est-à-dire un développement dans lequel *toutes* les lois de l'ontogénèse sont strictement appliquées. Typique n'est donc pas synonyme de normal : un des deux premiers blastomères, isolé de son congénère, pourra donner une blastula et une gastrula *normales*, par des processus *normaux*, mais un semblable développement n'en est pas moins atypique.

tentialité réelle. Il est clair qu'au fur et à mesure que la segmentation progresse et que les blastomères deviennent plus petits et plus nombreux, leur potentialité réelle se réduit et se limite davantage. Au stade où ils sont au nombre de quatre, chacun d'eux ne peut plus former que le quart de l'embryon ; quand ils sont huit, leur rôle diminue encore, et ainsi de suite.

Mais surgit alors la question de savoir si, en mettant en œuvre sa potentialité réelle, un blastomère accomplit véritablement *tout* ce qu'il peut. Ne reste-t-il pas en lui des propriétés latentes, inhibées par ses connexions avec ses congénères et par les corrélations fonctionnelles établies entre les diverses parties de l'œuf? L'expérience ayant répondu affirmativement à cette question, il en résulte que la potentialité réelle n'est que la partie normalement manifestée d'une *potentialité totale* plus vaste et dont il y aura lieu de rechercher l'étendue dans chaque cas particulier. C'est la « prospektive Potenz » de H. Driesch.

L'existence d'une potentialité totale dominant la potentialité réelle dans les blastomères, si elle est bien démontrée, est pour la science une acquisition précieuse, parce qu'elle permet de mieux comprendre la signification réelle des localisations germinales et la composition des matériaux qui leur servent de substratum. Par ailleurs les notions ainsi acquises apporteront un peu de lumière dans certaines manifestations mystérieuses de la matière vivante, telles que la régénération et les divers modes de reproduction agame où, à un moment donné, une cellule ou un groupe de cellules manifestent des propriétés dont rien ne trahissait l'existence.

Nous allons entrer dans le détail des faits, en rappelant les nombreuses expériences qui ont trait à la poten-

tialité totale des blastomères. On verra que les résultats expérimentaux obtenus jusqu'ici autorisent à distinguer trois catégories d'œufs, qui se relient d'ailleurs par des transitions : *a*) ceux où le caractère déterminatif des localisations germinales est tel, que la potentialité totale des blastomères — nous ne parlerons guère que des deux ou des quatre premiers — outrepasse peu leur potentialité réelle, ou même se confond complètement avec elle (Mosaïkeier de Fischel et des auteurs allemands) ; *b*) ceux où la potentialité totale est grande, mais ne peut être décelée que par des artifices expérimentaux compliqués ; *c*) ceux enfin où elle se manifeste avec une telle facilité, dans les jeunes stades, qu'elle a fait naître l'idée de l'isotropie initiale de l'œuf et de l'équivalence des premiers blastomères. (Regulationseier des auteurs allemands.)

Dans le premier des groupements que nous venons de définir, rentrent les œufs des Tuniciers, des Cténophores, des Mollusques, de l'*Ascaris* [1].

Nous avons déjà vu combien les localisations germinales sont fixes, précises et déterminantes, combien la symétrie bilatérale est évidente dans l'œuf fécondé de certains représentants du groupe des Tuniciers. Le premier plan de segmentation divise toujours l'œuf en deux blastomères

[1] Il y en a sûrement d'autres encore, que l'on découvrira au fur et à mesure que les recherches porteront sur un matériel plus vaste. D'autre part, quand nous disons *les* Tuniciers ou *les* Mollusques, nous généralisons peut-être hâtivement, suivant en cela une vieille habitude de morphologiste. En réalité on n'a étudié jusqu'ici qu'un ou deux représentants de chacun de ces groupes ; il y aurait d'autant plus lieu d'être prudent que la stabilité ou la labilité des localisations germinales n'ont certainement rien à voir avec le système zoologique.

qui sont droit et gauche et dont la potentialité réelle est de former les moitiés correspondantes du corps de la larve urodèle.

Or Chabry (1886), à qui l'on doit l'un des premiers travaux d'embryologie expérimentale, avait montré qu'en détruisant par piqûre l'un de ces blastomères, l'autre se développait en un hémiembryon latéral. Toutefois, la description de Chabry, parfois un peu imprécise, laissait place à certains doutes et tandis que les uns, comme Roux, défendaient la nature nettement partielle des larves ainsi obtenues, d'autres, et tout spécialement Driesch, leur déniaient ce caractère. Cette discussion n'a plus, à l'heure actuelle, qu'un intérêt historique. Les recherches plus récentes et très bien faites de Conklin (1905) ont montré que Chabry et Roux avaient raison. Or, *jusqu'ici*, on n'est jamais parvenu à faire donner à un blastomère d'Ascidie, plus que ce qu'il donne dans le développement normal [1]. Il forme régulièrement et toujours, une hémimorula, une hémiblastula, une hémigastrula, etc., qui ne se complètent pas. Sa potentialité réelle semble donc se confondre avec sa potentialité totale : il ne peut pas plus que ce qu'il fait !

Toutefois, cette conclusion n'est peut-être pas définitive. Longtemps on a cru que l'œuf de grenouille avait des localisations germinales d'une rigidité absolue et cepen-

[1] Il conviendrait peut-être chez les Ascidies de ne porter son attention, quand on étudie la potentialité des blastomères, que sur les stades gastrula, neurula et chordula. En effet, quand la larve urodèle se forme, il devient très difficile de dire, en raison de sa structure même, si elle est vraiment partielle, et surtout jusqu'à quel point elle l'est. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle les observations de Chabry ont pu être interprétées de diverses façons.

dant nous verrons plus loin qu'il n'en est rien : l'avenir réserve peut-être un sort semblable aux Tuniciers.

Les Cténophores, tout au moins *Beroë*, sont l'exemple classique des œufs en « mosaïque ». Driesch et Morgan (1895) et surtout A. Fischel (1898) nous en ont donné une étude soigneuse. On en a si souvent parlé dans les livres et les articles de vulgarisation que nous pourrons être bref. *Beroë* adulte est un organisme très simple ; son caractère extérieur le plus apparent est la présence de huit rangées de palettes vibratiles dont les battements assurent sa locomotion dans l'eau.

Si on enlève une petite partie du cytoplasme dans l'hémisphère supérieur de l'œuf fécondé, on constate invariablement, dans la larve qui se forme, un arrêt de développement localisé dans une partie déterminée d'une ou de deux rangées voisines de palettes vibratiles. L'œuf a donc été incapable de suppléer à l'excision d'une minime portion des matériaux formateurs qu'il contient, ce qui prouve le caractère puissamment déterminatif des localisations germinales.

D'autre part, si on découpe en deux ou trois fragments un œuf déjà segmenté, chacun d'eux continue à se développer et donne un petit Cténophore, mais qui est nettement partiel, les deux ou trois larves formées possédant *ensemble* les huit rangées de palettes nécessaires pour faire un individu complet. Enfin, l'isolement des deux premiers blastomères aboutit à la formation de deux petites larves munies *chacune* de quatre rangées de palettes. Toutefois, si à ce point de vue les embryons sont fragmentaires, et si les blastomères isolés n'ont pas manifesté d'autres potentialités que celles qu'ils auraient développées s'ils étaient restés assemblés, il n'en est pas tout à fait de

même pour d'autres caractères. Les saccules endodermiques, notamment, sont parfois par leur nombre et leur disposition, un peu plus complets qu'ils ne devraient l'être ; il y a donc eu, à un moment donné, une tendance à la régénération, mais trop incomplète et portant sur des organes trop simples, pour que l'on puisse songer à une potentialité totale nettement différente de la potentialité réelle.

Nous ne noterons qu'en passant le caractère très strictement déterminatif de la segmentation chez l'*Ascaris megalocephala* affirmé par les recherches expérimentales concordantes de miss Stevens (1909), de Boveri (1909-1910), et de Fauré-Frémiet. Le développement de ce Nématode est très compliqué et pour faire saisir l'intérêt spécial, très réel d'ailleurs, qui s'y attache, nous serions obligés d'entrer dans de longs détails descriptifs qui nous feraient sortir de notre sujet.

Les Mollusques, enfin, ont fait l'objet de recherches fort intéressantes que l'on doit à Crampton (1896), et surtout à Edm.-B. Wilson (1904). C'est le Dentale qui, dans les mains de cet expérimentateur, a donné les résultats les plus remarquables.

Nous savons déjà (voir chapitre IV) que dans cet œuf les localisations germinales sont précoces et stables. Après la fécondation, il apparaît, au seul examen extérieur, très nettement différencié : les régions polaires, supérieure et inférieure, d'aspect clair, sont séparées l'une de l'autre, par une large bande équatoriale pigmentée (fig. 52). La zone hyaline inférieure porte habituellement le nom de lobe vitellin ; il est plus simple et plus exact de l'appeler, avec Wilson, lobe polaire. Au moment où le premier sillon de segmentation déprime le pôle supérieur de l'œuf, le

lobe polaire gonfle et fait au dehors une hernie saillante (fig. 53); le sillon, dans sa progression et son extension vers le bas, passe au-devant de cette hernie, de telle sorte que lorsqu'il est devenu complet, le lobe polaire se trouve incorporé tout entier dans l'un des deux premiers blastomères (fig. 54). On voit par cette simple description, que grâce à l'excentricité de la saillie faite par le

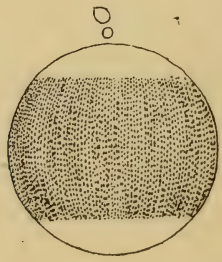

Fig. 52. — Œuf fécondé de Dentale.
(D'après Edm.-B. Wilson.)

lobe polaire, l'œuf du Dentale extériorise une structure symétrique bilatérale dont le plan est coupé perpendiculairement par celui de la première division. Les deux premiers blastomères sont donc inégaux au point de vue de la répartition des substances de l'œuf ; ils ne sont pas droit et gauche comme chez les Tuniciers, mais plutôt antérieur et postérieur.

Si l'on excise le lobe polaire au moment où, projeté vers l'extérieur, il donne à l'œuf la forme d'une feuille de trèfle, la segmentation se poursuit, le développement marche, mais la larve trochophore au lieu d'avoir sa composition normale (fig. 55) est très incomplète : il lui

manque l'organe apical et toute la partie posttrochale, c'est-à-dire tout ce qui se trouve en dessous de l'anneau cilié sous-équatorial (fig. 56, comparer avec fig. 55). On obtient régulièrement ce résultat dans toutes les expériences ; les localisations germinales sont donc assez rigides, pour qu'une perte de substance, en un point dé-

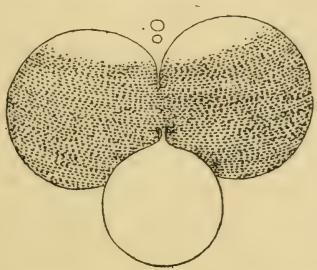

Fig. 53. — Première segmentation de l'œuf de Dentale, stade « en trèfle » ; le lobe polaire (en bas) fait une volumineuse saillie.
(D'après Edm.-B. Wilson.)

terminé, soit suivie d'un arrêt de développement portant toujours sur les mêmes régions de la larve.

Si, d'autre part, on attend que la première segmentation soit achevée et si on sépare alors les deux blastomères l'un de l'autre, on constate qu'ils se développent tous deux, mais avec des résultats très différents. Le blastomère postérieur, dans lequel le lobe polaire est incorporé, donne une trochophore qui ne diffère de la normale que par sa taille plus petite ; l'autre, au contraire, ne donne qu'une larve très mal conformée et dépourvue, notamment, d'organe apical et de région posttrochale.

La potentialité des deux blastomères est donc très inégale : l'un d'entre eux, le postérieur, est capable d'une

évolution plus complète que celle qu'il subit normalement, puisqu'il ne manque rien à la trochophore qui en est issue. Il manifeste donc une *potentialité totale* un peu plus grande que sa potentialité réelle. L'autre, au contraire, ne fait rien de plus que s'il était resté en rapport avec son congénère.

Nous connaissons aussi l'origine de cette différence :

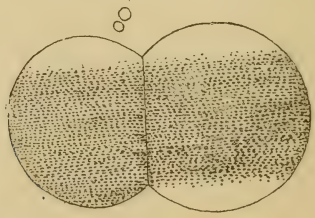

Fig. 54. — Fin de la première segmentation de l'œuf du Dentale. Le lobe polaire est tout entier dans le blastomère situé à droite dans la figure. (D'après Edm.-B. Wilson.)

leur composition *cytoplasmique* n'est pas la même. De par l'orientation du premier plan de segmentation une partie des matériaux de l'œuf, dont l'expérimentation avait déjà démontré l'importance formatrice, s'est trouvée exclue de l'une des deux cellules qu'il sépare.

Il ressort de cet aperçu que l'œuf du Dentale, bien qu'appartenant au même groupement que ceux des Tuniciers ou des Cténophores, s'en écarte cependant par des caractères assez tranchés pour qu'il établisse une transition avec les œufs de la seconde catégorie définie plus haut, dans lesquels la potentialité totale des premiers

blastomères est rendue évidente par des artifices expérimentaux plus ou moins compliqués.

Le type de cette catégorie est l'œuf des Amphibiens.

Ce que nous savons de lui porterait à croire que sa

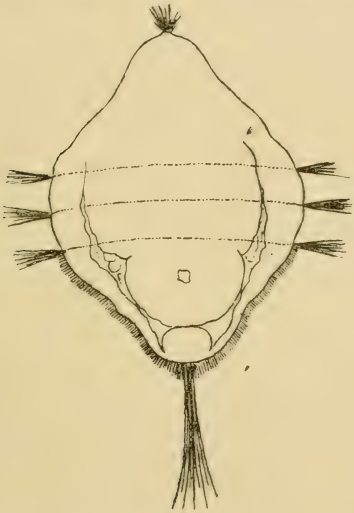

Fig. 55. — Larve trochophore normale de Dentale.
(D'après Edm.-B. Wilson.)

segmentation est un travail de mosaïque fixe et rigide ; il n'en est rien cependant.

On a constaté de longue date, que si on isole, chez le triton, les deux premiers blastomères au moyen d'un fin fil de soie ou d'un cheveu enserrant le sillon qui les sépare, il peut se former deux larves normales, bien que, naturellement, de taille réduite (Herlitzka).

Spemann (1901, 1902, 1903), dans une série de travaux

très bien conduits, a analysé de près l'expérience d'Herlitzka, et a très judicieusement démontré que les résultat

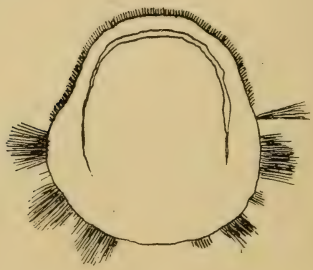

Fig. 56. — Trochophore partielle de Dentale obtenue après excision du lobe polaire au stade en trèfle (fig. 53.)
(D'après Edm -B. Wilson.)

de la ligature ne sont pas toujours identiques [1]. Si, dans tous les cas, la potentialité totale des blastomères, étudiée

[1] Dans beaucoup de livres et d'articles de vulgarisation, on considère l'expérience de Herlitzka comme tranchant définitivement la question de la destinée des blastomères chez les Amphibiens. Cela provient de sa netteté et de son élégance et aussi d'une certaine préférence en faveur de l'isotropie de l'œuf, que montrent beaucoup de biologistes qui n'ont pas travaillé la question par eux-mêmes. Les recherches de Spemann, dont on parle beaucoup moins, complètent celles de Herlitzka, et, comme on le verra, placent la question sur son véritable terrain.

par cette élégante méthode, apparaît plus grande que leur potentialité réelle, il est assez rare qu'elle puisse aller jusqu'à la formation, aux dépens de chacun d'eux, d'un embryon complet. Selon Spemann, les résultats les plus brillants ne s'obtiennent, probablement, que dans les cas où le premier plan de segmentation est destiné à devenir le plan de symétrie bilatérale de l'embryon.

Pour bien saisir le sens de cette phrase, il faut savoir qu'il n'y a pas de croissant gris dans l'œuf du triton, que sa symétrie bilatérale, sûrement existante, n'est pas visible extérieurement, et que le méridien de première segmentation, tantôt coïncide avec le plan médian de l'embryon, tantôt lui est perpendiculaire, et tantôt aussi, selon toute probabilité, fait avec lui un angle variable, mais dont il est impossible d'établir d'avance (alors que c'est si facile chez *Rana fusca*) la relation avec le plan de symétrie bilatérale de l'œuf[1].

Les indications fournies par les urodèles sont déjà précieuses, mais, pour les raisons que nous venons de souligner, les anoures promettent mieux encore ; nous allons voir qu'ils ont parfaitement répondu aux espérances que l'on fondait sur eux.

Born (1884), Pflueger (1884), Moszkowski (1903), ont remarqué depuis longtemps que, dans un œuf de grenouille retourné de façon à placer le pôle inférieur blanc en haut, le deutoplasme, plus lourd, ne tarde pas à retomber dans l'hémisphère pigmenté et le sens de la polarité de l'œuf se renverse complètement. Sous la simple influence de la

[1] La question en est donc, chez le triton, au point où elle en était chez la grenouille rousse avant la découverte du croissant gris et de sa signification.

pesanteur, l'équilibre matériel, rompu dans l'œuf, peut se rétablir sur de nouvelles bases, au point de permettre une ontogénèse régulière (voir spécialement Moszkowski).

Incité par ces observations, O. Schultze (1895) pratique le même renversement, mais sur l'œuf segmenté en deux : au bout de 24 heures, le changement de polarité s'est produit, et le pôle blanc a acquis toutes les propriétés du pôle supérieur primitif. Seulement, dans un certain nombre de cas bien réussis, l'œuf donne naissance à deux larves jumelles. *Le remaniement matériel, provoqué par l'action de la pesanteur, a donc permis à chaque blastomère de développer non pas un hémiembryon, mais bien un embryon complet* [1].

T. H. Morgan (1895) a élégamment confirmé cette expérience, en tuant avec l'aiguille chauffée l'un des deux blastomères avant de retourner l'œuf : *un embryon entier, complet, s'est formé aux dépens du survivant.*

Ces observations sont d'un puissant intérêt : un changement physique, un déplacement des matériaux ovulaires sollicités par la pesanteur en sens inverse de la normale, suffisent pour donner, à chacun des deux premiers blastomères de l'œuf segmenté de grenouille, les potentialités d'un œuf entier ; et pourtant nous savons de façon positive que, sans ce déplacement, aucune technique expérimentale ne peut y déceler d'autre pouvoir que celui d'édifier un fragment d'embryon.

Le fait brut étant reconnu, tâchons d'approfondir quelque peu les conditions dans lesquelles il se produit.

Dans ses recherches, Morgan a obtenu, à côté de

[1] Avec la même technique, Wetzel (1896) a obtenu des résultats analogues chez le triton.

quelques succès bien nets, un déchet très considérable que les risques d'infection et les difficultés opératoires n'expliquent qu'incomplètement. O, Schultze relève aussi, dans ses expériences, outre beaucoup d'insuccès avérés, de nombreuses formes trop anormales pour être analysables. L'issue bonne ou mauvaise de l'intervention dépend donc de certains facteurs qu'il doit être possible de déterminer.

Il a été établi (page 263), que la potentialité réelle des deux premiers blastomères de l'œuf de grenouille varie dans de larges limites et est étroitement dépendante de la relation qu'affecte, dans chaque cas particulier, le plan de segmentation avec le méridien de symétrie bilatérale. Quand ils coïncident, les deux blastomères sont équivalents, ils sont l'image symétrique l'un de l'autre, puisqu'ils donnent respectivement naissance aux moitiés droite et gauche du corps ; leur constitution matérielle et dynamique est la même, et la seule différence existant entre eux est d'ordre topographique. Dès lors on est fondé à croire que c'est seulement quand cette coïncidence est parfaite ou très approximative, que les expériences de Schultze et de Morgan auront les résultats décrits par leurs auteurs (Spemann, Brachet, Driesch, Mac Clendon). Quand les deux plans en question se coupent au lieu de se confondre, les deux blastomères deviennent qualitativement inégaux et leurs potentialités réelle et totale ne peuvent plus être les mêmes que dans le premier cas. C'est pourquoi ils meurent quand on les retourne ou forment des monstres indéchiffrables.

Cette interprétation est contrôlable par l'observation directe. On n'a guère tenté cependant de la vérifier, sans doute parce qu'on jugeait la recherche inutile, le résul

étant trop sûrement prévu d'avance. Quelques essais que nous avons entrepris dans ce but, nous ont permis de constater que si les embryons jumeaux d'O. Schultze s'obtiennent aisément dans les conditions indiquées par le raisonnement, ils ne se forment jamais, quand le premier plan de segmentation fait un angle de 90° avec le plan de symétrie de l'œuf fécondé [1]. La question est donc bien près d'être définitivement résolue.

Une conclusion importante se dégage de ces faits. Pour qu'un blastomère puisse déployer des propriétés ontogénétiques plus étendues que celles qu'il manifeste dans le développement typique, deux conditions sont indispensables : il faut d'abord qu'il ait, qualitativement et quantitativement, les ressources matérielles nécessaires, et ensuite, la répartition doit pouvoir en être remaniée de façon à réaliser un nouvel état d'équilibre, plus ou moins identique à celui de l'œuf entier.

C'est parce que ce remaniement ne s'effectue pas de lui-même et n'a pas encore pu être provoqué chez les Tuniciers et les Cténophores, que leurs premiers blastomères sont impuissants à donner autre chose que des hémiembryons. Chez les Amphibiens non plus, il n'intervient jamais spontanément — nous voulons dire sous l'influence de causes qui tiennent à l'organisation même du blastomère — mais il suffit, pour le susciter, d'un artifice pas bien compliqué.

On en est ainsi tout logiquement conduit à admettre l'existence d'œufs à localisations germinales plus instables, plus labiles encore que celles de l'œuf de gre-

[1] Ces observations, difficiles à faire pour des raisons de technique, étaient restées inédites jusqu'ici.

nouille, et où par suite, le remaniement nécessaire à la transformation d'un blastomère en un œuf entier se réalisera sous l'effet d'influences minimes : par exemple, la rupture du plan de contact avec son congénère et la possibilité pour lui, grâce au changement de tension superficielle qui en est la conséquence, de s'arrondir, c'est-à-dire de prendre la *forme* d'un œuf entier. Ces œufs, qui composent notre troisième catégorie, sont largement représentés dans la nature. Parmi eux l'œuf d'Oursin a été le plus étudié ; nous sommes assez familiarisés aussi avec l'œuf d'*Amphioxus* (Edm.-B. Wilson, 1893, 1896), ceux de quelques Némertiens (Edm.-B. Wilson, Yatsu, Zeleny) et enfin ceux des Méduses (Zoja).

La facilité avec laquelle les phénomènes régulateurs — selon l'expression usuellement employée pour désigner le remaniement des matériaux — se produisent chez l'Oursin, a fait considérer leur œuf comme étant presque idéalement isotrope. Il a servi à Driesch de point de départ pour édifier ses concepts des *systèmes équipotentiels* avec leurs diverses catégories [1], et il est le principal pivot de la théorie néovitaliste du même auteur.

C'est dire que l'œuf d'Oursin a fait l'objet d'innombrables travaux, d'ailleurs fort attachants. Driesch, Morgan, Boveri, Herbst, etc., ont analysé aussi profondément que possible la potentialité des blastomères issus de sa segmentation.

Nous ne pouvons, malheureusement, entrer dans le détail de ces observations, ni retracer la succession des

[1] A notre connaissance, c'est Godleswki (1909) qui a fait le meilleur exposé des idées de Driesch et qui a donné la définition la plus claire des notions analytiques parfois subtiles de cet auteur.

étapes qui aboutirent aux notions actuelles. Pareille tentative équivaudrait à faire l'historique d'un des plus grands chapitres de l'embryologie expérimentale ; tous ceux qui l'ont vécu en connaissent le captivant intérêt.

Nous nous bornerons, plus modestement, à souligner parmi les faits connus, ceux dont la signification com-

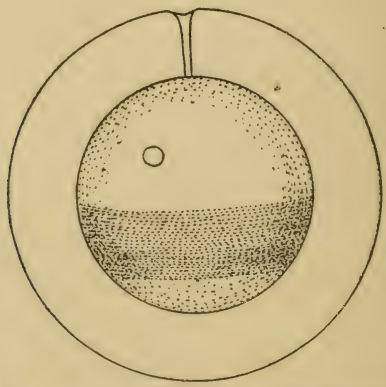

Fig. 57. — Œuf d'Oursin montrant un anneau pigmenté en grande partie sous-équatorial.

(D'après Boveri.)

mence à se dégager et sont plus particulièrement utilisables pour cet exposé.

On se rappelle que l'œuf fécondé de *Strongylocentrotus* (*Paracentrotus*) est pourvu d'un anneau pigmenté équatorial, coloré en rouge (fig. 57). Très large, il descend plus bas vers le pôle inférieur qu'il ne remonte vers le pôle supérieur, de sorte que l'équateur le coupe en deux parties très inégales (Boveri, 1901).

Les deux premiers plans de segmentation sont verticaux

et perpendiculaires l'un à l'autre. Les quatre premiers blastomères possèdent donc chacun un quart de la bande rouge (cf. fig. 18) : selon toute apparence, leur constitution matérielle est donc la même. Il est bien vrai que deux sont à droite et deux à gauche du plan de symétrie bilatérale[1] (Boveri, Driesch, 1906, 1908), mais chez l'Oursin, la forme et la structure de la larve pluteus rendent moins importantes que chez la grenouille les différences qui doivent exister entre les moitiés antérieure et postérieure de l'œuf segmenté. Aussi si on sépare les uns des autres les quatre blastomères, soit par secouage, soit par la méthode de Herbst[2], chacun d'eux s'arrondit, continue d'abord de se segmenter comme s'il faisait encore partie de l'ensemble (cf. page 196), mais ne tarde pas néanmoins à donner une petite blastula complète, qui devient une gastrula, puis un pluteus parfaitement constitué. Nous passons, sans insister, sur de légères variantes dans le comportement des quatre blastomères et qui sont inhérentes à la structure symétrique bilatérale de l'œuf (Driesch).

La même opération, pratiquée sur les deux premiers blastomères a, naturellement, des résultats meilleurs encore.

Le remaniement grâce auquel chaque blastomère redevient un œuf, est donc précoce et facile, puisqu'il se fait

[1] L'existence d'un plan de symétrie bilatérale dans l'œuf fécondé d'Oursin, ne découle pas de l'observation directe. Seuls les artifices expérimentaux peuvent la déceler (V. surtout Driesch). Aussi n'est-on pas encore exactement fixé sur le point de savoir si le premier plan de segmentation coïncide avec le plan de symétrie ou lui est perpendiculaire (Boveri, Driesch).

[2] Traitement des œufs par de l'eau de mer privée de calcium.

sous la seule impulsion des conditions nouvelles créées par son isolement. Cependant — nous avons antérieurement insisté sur ce point — *il n'est pas instantané*, puisque la segmentation commence par être celle d'un fragment et ne se régularise qu'après coup.

L'équipotentialité, *non pas primaire, mais secondaire* des quatre premiers blastomères de l'œuf d'Oursin est donc un fait démontré. Mais à moins de tomber dans un vitalisme stérile, on doit interpréter ces faits à la lumière de ceux qu'a révélé l'œuf des Amphibiens et conclure que dans chacun de ces quatre blastomères, les matériaux cytoplasmiques sont qualitativement identiques à ceux de l'œuf entier et s'y trouvent, quantitativement, dans les mêmes rapports de proportionnalité. Tant qu'ils font partie intégrante du tout, la localisation de ces matériaux est sous la dépendance de leur répartition initiale dans l'œuf fécondé ; dès qu'on les sépare les uns des autres, l'équilibre de l'ensemble est rompu, mais un autre s'y substitue, qui doit être analogue au premier, puisqu'il a les mêmes conséquences que lui.

Le troisième plan de segmentation, chez l'Oursin, est équatorial et divise l'œuf en huit blastomères (fig. 18) ; les quatre inférieurs, de par leur situation même, emportent la plus grande partie de l'anneau pigmenté, et sont, de ce chef, qualitativement différents des autres.

Le développement normal montre que, pour l'édification de la larve, la potentialité réelle des quatre blastomères inférieurs est beaucoup plus grande que celle des autres ; les éléments qui, plus tard, subiront l'invagination gastruléenne en procédent directement, en même temps qu'une partie du revêtement ectodermique de la larve.

On peut encore, à ce stade, isoler complètement les huit blastomères les uns des autres, mais, ainsi qu'il était à prévoir, leur potentialité totale est modifiée.

On n'obtient plus jamais huit larves *complètes*, mais quatre seulement, constituées aux dépens des cellules qui se sont partagé l'hémisphère inférieur de l'œuf. Les quatre autres évoluent encore, mais d'une façon beaucoup moins parfaite et donnent des embryons anormaux.

A des stades plus avancés encore de la segmentation chez l'Oursin, la dissociation des blastomères donne des résultats de plus en plus complexes qui nécessiteraient, pour être bien compris, une connaissance exacte de tout le lignage cellullaire. Nous les passerons donc ici sous silence et nous noterons seulement que la réduction de la potentialité totale de chaque élément ou de chaque groupe d'éléments, marche de pair avec les progrès du morcellement de l'œuf.

Ce que nous avons dit suffit d'ailleurs au point de vue qui nous occupe : des localisations germinales existent dans l'œuf d'Oursin ; elles sont réparties à droite et à gauche d'un plan de symétrie bilatérale ; la segmentation, ici comme ailleurs, est un émiettement de l'œuf en cellules de plus en plus petites, et dont les potentialités réelles se précisent de mieux en mieux. Quant aux potentialités totales, il est très facile de les mettre en évidence jusqu'aux stades à 8 et même 16 blastomères ; plus tard, pour des raisons techniques, cela devient de plus en plus délicat.

Quoi qu'il en soit, jusqu'à des stades relativement avancés de la segmentation, tous les blastomères d'abord, puis certains d'entre eux dans la suite, sont en mesure, sous l'influence de facteurs physiques simples, de subir

un remaniement de leur composition dynamique et matérielle qui leur permet de se développer à peu près comme le ferait un œuf.

Nous avons vu que semblable remaniement n'est possible chez les Amphibiens que dans les deux premiers blastomères et à la condition que le sillon qui les sépare coïncide avec le plan de symétrie bilatérale de l'œuf ; en outre, l'établissement d'un nouvel état d'équilibre est lié au renversement du sens de la pesanteur.

Dans la même catégorie que les Echinodermes, se range, selon toute probabilité, l'*Amphioxus* (Edm.-B. Wilson), dont l'œuf fécondé offre, à côté de vagues localisations germinales, une symétrie bilatérale évidente (Cerfontaine, 1907). Nous n'en dirons pas davantage, parce qu'il nous paraît que la détermination de la potentialité totale des blastomères de l'*Amphioxus* devrait être reprise. L'étude minutieuse que Cerfontaine a faite de la segmentation peut devenir, pour de nouvelles expériences, un guide précieux qui manquait à Edm. B. Wilson quand il a entrepris ses recherches.

On peut en dire autant des Némertiens et en ce qui concerne les Méduses, il résulte des observations déjà anciennes de Zoja (1895) que la valeur déterminative de la segmentation de leur œuf est plus réduite encore. Ils représentent le dernier terme de la série inaugurée par les Cténophores et les Tuniciers [1].

[1] L'exposé que nous venons de faire de la potentialité des blastomères est fort écourté. La raison en est que tous les faits qui s'y rattachent sont acquis depuis plusieurs années déjà et sont devenus classiques. On les trouve dans tous les traités, et dans de nombreux articles de mise au point ou de vulgarisation. (V. notamment Caullery, 1906, Brachet, 1907).

*
* *

Nous venons de passer en revue les cas dans lesquels la potentialité des blastomères a fait l'objet d'études expérimentales systématiques. Nous avons volontairement négligé les monstruosités et anomalies diverses qu'on trouve dans la nature et dont la littérature scientifique renferme de nombreuses descriptions. Les arrêts de développement, les monstres doubles, etc., sont fréquents chez tous les animaux, mais il est exceptionnel que ces cas aient une valeur vraiment explicative.

En revanche, grâce aux données fournies par l'expérimentation appliquée aux propriétés des blastomères, on parvient souvent à comprendre des faits naturels et normaux qui, sans quoi, auraient paru sinon mystérieux, au moins paradoxaux. Tel est le cas de la polyembryonie.

Sans la notion aujourd'hui solidement établie de la potentialité totale s'ajoutant à celle, purement descriptive, de la potentialité réelle, la remarquable découverte faite par P. Marchal (1904) de la fragmentation de l'œuf segmenté chez certains Hyménoptères parasites (*Encyrtus* et *Polygnotus*) et de la polyembryonie qui en résulte, n'eut été qu'une curiosité intéressante, alors qu'en réalité, elle est une sorte de consécration par la nature d'idées écloses dans le laboratoire. La polyembryonie des tatous, bien étudiée dans ces dernières années par Fernandez (1909) et par Newmann et Patterson (1910), mais connue depuis longtemps, n'a attiré l'attention des morphologistes que le jour — et c'est hier — où ils ont reconnu que l'embryologie expérimentale pouvait parfois expliquer ce que l'on s'était contenté de décrire.

*
* *

Au cours de cette étude objective des localisations germinales et de leur importance dans le déterminisme de la potentialité des blastomères, nous les avons vues, parfois stables au point d'en paraître immuables, d'autres fois au contraire aptes à réapparaître, dans un fragment d'œuf, identiques à ce qu'elles étaient dans l'œuf entier. Nous avons insisté sur le fait que, instables et labiles dans l'œuf vierge, elles deviennent fixes et définitives après la fécondation. Très souvent alors, elles s'extériorisent aux yeux de l'observateur par des pigmentations et des colorations régionales ou par des aspects spéciaux des matériaux deutoplasmiques : chez *Rana fusca*, c'est un croissant gris qui apparaît dans une moitié de l'œuf ; chez les Ascidies, ce sont des bandes ou des zones diversement teintées qui situent les lieux de formation des principaux organes de l'embryon ; chez l'Oursin et chez le Dentale enfin, c'est un anneau rouge équatorial qui divise l'œuf en trois segments superposés.

On a tout naturellement une tendance à croire que ces substances qui rendent *visibles* les localisations germinales ont une importance spécifique, que chacune d'elles est l'agent vraiment actif dans la région qu'elle occupe, qu'elles ont, en un mot, la valeur de *matériaux formateurs* au sens que Sachs attachait à ce terme.

Il n'en est cependant pas toujours ainsi, loin de là ! Il semble même que les pigments et autres substances figurées à répartition spéciale, ne donnent que l'image négative d'une composition intime de protoplasme qui échappe à nos réactifs histologiques, mais qui est la cause véritable des différenciations et représente le substratum des

localisations germinales. Les enclaves ne font que coexister avec ces dernières et leur présence en ces endroits relève probablement de facteurs physiques relativement simples.

C'est ce que prouvent les expériences fort curieuses qui consistent à centrifuger les œufs violemment, mais pendant un temps court, de façon à déplacer ces substances soi-disant spécifiques, sans bouleverser complètement la structure de l'œuf (Morgan, 1906, Morgan et Spooner, 1909, Morgan et Lyon, 1907, Conklin, 1910, Lillie). On constate que, malgré cette intervention, les différenciations se font normalement en leurs lieu et place et que les régions formatives, bien que dépourvues de leurs caractères extérieurs, n'en conservent pas moins leurs propriétés.

Ainsi, par exemple, chez l'Oursin c'est la ceinture pigmentée de l'œuf qui a permis de tracer tout le lignage cellulaire, et nous avons vu l'aide puissante que celui-ci apporte à l'expérimentateur. Pourtant si, par une forte centrifugation, on en rejette les éléments vers un point quelconque, les pôles et par conséquent l'équateur de l'œuf restent inchangés et conservent toute leur valeur déterminative ; l'orientation des trois premiers plans de segmentation peut être modifiée, mais la destinée des zones primitives reste la même. Le pigment rouge n'est donc pas une substance formatrice ; il n'a, pour le développement normal, que la valeur d'une simple indication ; il est le trait qui souligne des localisations germinales invisibles par elles-mêmes.

Des faits analogues ont été observés, par les savants américains que nous avons cités, chez d'autres animaux : Mollusques (*Cumingia*), etc.

Dans le même ordre d'idées, il est intéressant de noter que les mitochondries, dont certains auteurs veulent faire les porteurs des tendances héréditaires, peuvent aussi être partiellement expulsées de l'œuf, sans que la potentialité des blastomères en soit notablement troublée. C'est ce qu'a mis en évidence Boveri (1910) dans ses belles observations sur l'œuf d'*Ascaris* soumis à l'action de la force centrifuge.

Le fait dominant qui se dégage de tant de laborieuses recherches est que les éléments grossièrement figurés du cytoplasme ne sont pas les fondements des localisations germinales. Celles-ci ont vraisemblablement leur source dans la composition intime du protoplasme et dans les différences régionales qui doivent y exister. A la lumière des faits que nous avons décrits jusqu'ici, nous tenterons d'exprimer, dans les dernières pages de ce livre, l'idée qu'on peut se faire de cette composition et ce sera là la conclusion naturelle de tout notre exposé.

CHAPITRE VII

L'ŒUF, CELLULE-TYPE DE L'ESPÈCE

Sommaire. — Signification réelle de l'hétérotropie de l'œuf et des localisations germinales. — Protoplasme et deutoplasme. — Variations régionales de la composition du protoplasme. — Leur importance et leur signification. — Leur origine et leur destinée. — Critique des grandes théories sur l'hérédité.

Pour peu qu'on réfléchisse aux faits analysés dans les chapitres précédents, on est frappé de leur enchaînement, de la façon dont ils se complètent les uns les autres et l'idée s'impose à l'esprit que, dans son essence, la composition de l'œuf, même fécondé, même en voie de segmentation, est extrêmement malléable. Les termes de localisations germinales, anisotropie ou hétérogénéité, structure en mosaïque, etc., ne doivent pas être compris dans un sens trop rigide. Ils n'impliquent pas nécessairement l'existence, dans les territoires organiques, de substances *formatives* spécifiquement différentes dont la destinée est inévitablement tracée par leur composition chimique. L'œuf n'est pas un habit d'arlequin dont les pièces ne sont pas interchangeables.

Pourtant, semblable conception a été défendue par certains auteurs, il y a bon nombre d'années déjà, à une époque où l'on commençait seulement à se libérer des vieilles et confuses discussions entre préformationistes et épigénétistes ; mais elle est en opposition avec les faits dont l'analyse expérimentale a enrichi le patrimoine scien-

tifique. Si elle était fondée, l'œuf serait toujours incapable de niveler les pertes de substances qu'on peut lui faire subir et un blastomère isolé ne pourrait jamais régulariser sa structure d'une façon suffisamment parfaite : or un fragment mérotomique d'œuf d'Oursin donne une larve complète, et la destruction d'une partie de l'œuf vierge de grenouille n'empêche pas la formation d'un embryon entier ; un des blastomères inférieurs au troisième stade de la segmentation chez l'Oursin se développe en un pluteus, tout comme le blastomère du Dentale qui contient le lobe polaire devient une petite trochophore.

Si l'œuf était une mosaïque de substances chimiquement différentes, une altération quantitative d'une seule d'entre elles devrait *toujours* avoir des conséquences graves. Nous savons qu'il est loin d'en être ainsi, même dans des œufs où le caractère déterminatif de la segmentation est très accusé, celui de l'*Ascaris* par exemple. Boveri (1910) a signalé que quand sous l'action de la force centrifuge une partie du cytoplasme, contenant notamment de nombreuses mitochondries, est expulsée de l'œuf, la potentialité des blastomères n'en est pas inévitablement modifiée.

Il est vrai que chez les Cténophores et les Tuniciers tout se passe comme si les localisations germinales étaient immuables et d'une absolue spécificité, mais nous avons montré aussi qu'ils ne sont que le terme extrême d'une série ascendante à laquelle il ne manque aucun intermédiaire. Or, les bases sur lesquelles reposent les propriétés essentielles de l'œuf doivent être les mêmes partout ; il ne peut y avoir entre les diverses espèces que des différences de degré, et c'est au bas de l'échelle qu'on doit s'attendre à les trouver dans toute leur pureté.

Mais quelle est, alors, la composition véritable de l'œuf et quelles sont les sources de la potentialité réelle de ses diverses régions ? Nous allons tâcher de répondre à cette question en tirant des faits connus tout le parti possible. La réponse sera évidemment vague encore, hypothétique en bien des points et l'avenir en fera peut-être complètement justice. Mais il y a plus qu'un intérêt théorique à risquer cette tentative ; il faut pour le progrès de la science que la recherche analytique puisse se poursuivre fructueusement et son essor n'est possible que si des points de vue l'orientent et la guident. Le lecteur ne devra pas voir autre chose dans les développements qui vont suivre et il ne doit pas s'attendre surtout à y trouver l'argumentation serrée et la forme persuasive qui conviendraient à une « théorie explicative ».

Dès les premières lignes de ce livre, nous avons insisté sur la distinction qu'il y a lieu de faire entre le protoplasme et le deutoplasme, qui à eux deux constituent le cytoplasme de l'œuf. Nous avons fait remarquer aussi que la distinction entre les deux espèces de plasmas n'est pas toujours aisée. C'est une erreur courante de réserver le nom de deutoplasme aux seules réserves nutritives, destinées à assurer la croissance de l'embryon ; en réalité *le deutoplasme, ce sont toutes les substances définies ou figurées qui procèdent de l'activité du protoplasme, quelle que soit l'utilisation qui en sera faite*. Il ne se compose donc pas exclusivement des grains ou des plaquettes vitellines, mais encore de pigments divers, de substances régionalement élaborées qui souvent permettent de reconnaître les localisations germinales au simple examen extérieur de l'œuf. Nous aurons même la témérité, que certains histologistes nous reprocheront sûrement avec véhémence, d'y

ranger les mitochondries qui ne sont que des stades de transition vers des produits de différenciation plus complexes (substance musculaire, grains de sécrétion, etc.) Ne sont-elles pas aussi du deutoplasme, ces substances si abondantes dans l'œuf d'*Ascaris*, dont FAURÉ-FRÉMIET a retracé l'histoire chimique et qui, au moment de la fécondation, sont rejetées au dehors et entrent dans la composition des membranes ?

Tous ces matériaux, dont nous pourrions allonger la liste si nous entrions dans le détail des cas particuliers, sont surajoutés au protoplasme dont ils procèdent par le fait d'une élaboration générale ou localisée. Leur formation, et par suite leur présence, sont utiles à l'ontogénèse mais celle-ci peut s'accomplir ou tout au moins s'ébaucher en l'absence de beaucoup d'entre eux. Les expériences de MORGAN, SPOONER, CONKLIN, etc., que nous avons rappelées plus haut, en sont la preuve.

Si l'on retire tout le deutoplasme du cytoplasme de l'œuf, il ne reste plus avec le noyau, que le *protoplasme* proprement dit, qui se trouve être ainsi le complexe de substances d'où procèdent, directement ou indirectement — et il faut entendre par là avec l'aide de matériaux venus de l'extérieur — l'ensemble des produits deutoplasmatiques. C'est, si l'on veut, le milieu nécessaire pour que tous ces produits puissent se former et se transformer. Or, puisque ceux-ci sont répartis d'une façon définie, et puisqu'ils ne sont pas les mêmes partout, il faut bien que le protoplasme offre lui aussi des différences régionales. Il doit être, en somme, pour répéter une comparaison que nous avons déjà employée, l'image négative de ses produits de différenciation.

Mais ces différences régionales, de quelle nature sont-

elles? En réponse à cette question, il est impossible d'exprimer autre chose que des probabilités, voire de simples possibilités. Divers auteurs, notamment Roux, Driesch, Delage, ont exprimé depuis longtemps l'idée qu'une grande complexité originelle dans la structure de l'œuf est invraisemblable : ce sont les résultats de son activité fonctionnelle qui sont complexes et divers. Nous partageons pleinement cette manière de voir.

Dans un autre chapitre, nous avons brièvement discuté la question de la structure du protoplasme vivant; nous nous sommes rangé à l'avis de ceux qui lui reconnaissent une composition plutôt qu'une structure; celle-ci, lorsqu'elle apparaît, est déjà l'indice d'une différenciation, à moins qu'elle ne résulte de l'action des réactifs fixateurs. On s'accorde généralement à admettre (Cf. Gallardo, Hartog et l'article de Prenant) que le protoplasme est un mélange de substances diverses tenues à l'état de suspension dans un véhicule liquide [1].

Mais rien ne dit que ce mélange soit homogène, c'est-à-dire également réparti dans toute la cellule. On peut très bien admettre qu'il y ait des zones de concentration plus grande où les substances, tout en restant qualitativement les mêmes, se trouveraient dans d'autres rapports de proportionnalité. Dans l'œuf notamment, rien n'empêche de supposer que les localisations germinales ne soient, à l'origine, des points de condensation ou plutôt de concentration plus ou moins grande des composants du protoplasme. D'ailleurs, certains faits viennent directement à l'appui de cette manière de voir. Chez l'*Ascaris* notam-

[1] Nous ignorons d'ailleurs la nature exacte de ces substances, nous savons qu'il y a des albumines, des ferments, etc.

ment, Boveri, à la suite de ses recherches expérimentales, est amené à conclure que la potentialité des deux premiers blastomères est en rapport, non pas avec la quantité absolue, mais avec la quantité relative des substances de réserve qu'ils renfermaient au moment de la division. C'est donc bien, dans ce cas, une différence d'ordre quantitatif des deux pôles de l'œuf qui détermine la différence de leurs potentialités [1]. Fauré-Frémiet, dans le travail que nous avons déjà souvent cité, s'est rangé à l'opinion de Boveri.

On est donc autorisé à voir, dans les localisations germinales de l'œuf, l'expression de plus en plus apparente de variations régionales essentiellement quantitatives. Or, il est clair qu'elles auront comme conséquence des variations correspondantes d'ordre physique d'abord (tension superficielle, phénomènes capillaires, etc.) et ultérieurement d'ordre chimique (vitesse plus ou moins grande des réactions, polymérie et isomérie, utilisation plus ou moins rapide des matériaux, etc.). Ainsi un facteur bien simple à son origine ouvre tout un monde de possibilités.

Dans l'œuf de chaque espèce animale, puisque son évolution est toujours la même, les « régions protoplasmiques » ne sont pas réparties d'une façon quelconque, mais une loi en fixe la topographie. Celle-ci est l'expression nécessaire de l'équilibre physique des matériaux constituants de la cellule. Dans le système qu'est l'œuf

[1] Chez l'*Ascaris*, le premier plan de segmentation passe entre les deux pôles et les deux premiers blastomères sont, par conséquent, l'un supérieur, l'autre inférieur. Leur potentialité réelle est très différente.

d'un animal donné, les localisations doivent être à leur place au même titre que les faces et les angles d'un cristal doivent être à la leur [1].

Malgré tout ce que cette conception a d'hypothétique, il faut reconnaître qu'elle cadre avec les idées régnantes sur la composition physico-chimique de la matière vivante. Elle permet aussi de comprendre, en partant de données qui n'ont rien que de très naturel, l'une des propriétés les plus mystérieuses de l'œuf, celle de pouvoir niveler des pertes de substance occasionnelles, celle qui permet à une *partie* de devenir l'équivalent du *tout*.

Chaque fois que dans notre exposé l'occasion s'en est présentée, nous avons insisté sur la nécessité, pour que cette propriété s'affirme, de certaines conditions préalables. Une partie ne devient pas l'équivalent du tout n'importe quand et n'importe comment, par sa propre « volonté », par son *entéléchie* comme dirait Driesch. Pour qu'elle puisse le faire, deux conditions au moins sont obligatoires : il faut qu'un changement physique permettant un remaniement intervienne et ensuite que la quantité et la qualité des matériaux inclus dans la partie soit telle qu'ils puissent se répartir dans les mêmes rapports de proportionnalité que dans le tout — ou tout au moins dans des rapports très approximativement semblables. Dans l'œuf de grenouille, quand le premier sillon de segmentation coïncide avec le plan de symétrie bilatérale, le retournement — facteur physique — permet un remaniement intégral et parfait dans chacun des deux blastomères parce que l'un est l'image exacte de

[1] En nous exprimant ainsi nous ne voulons faire qu'une comparaison, mais elle est saisissante.

l'autre. Mais le facteur physique est inopérant quand cette coïncidence fait défaut.

En d'autres termes la partie n'est égale au tout que quand les substances qu'elle contient sont dans les mêmes proportions ; pour appuyer cette notion, rappelons l'exemple de l'œuf d'Oursin segmenté en huit, dont les quatre blastomères inférieurs peuvent redevenir des œufs, tandis que les quatre supérieurs en ont perdu le pouvoir.

Il y a des œufs, ou des parties d'œufs, dans lesquels le remaniement indispensable s'effectue facilement, comme il en est d'autres où il ne se produit que dans des conditions si difficiles à réaliser, qu'elles n'ont pu l'être jusqu'à ce jour, tels les Tuniciers ; peut-être en est-il enfin où il est irréalisable. Les causes directes de ces variantes nous échappent, mais elles résident probablement dans l'état de cohésion, ou de viscosité, du protoplasme.

Est-il besoin d'ajouter enfin, qu'un autre remaniement encore, constant dans la fécondation et qui constitue la principale des manifestations dynamiques, rentre dans le cadre de ceux dont nous venons de nous occuper et est susceptible d'une explication analogue.

*
* *

Nous venons de résumer l'interprétation la plus plausible, à notre sens, de la signification des localisations germinales dans l'œuf.

Deux questions nous arrêteront maintenant : à quel moment apparaissent dans le protoplasme de l'œuf, les différences régionales qui sont la source des localisations, et ensuite, qu'en reste-t-il dans les diverses cellules constituantes du corps de l'organisme adulte ?

En ce qui concerne la première, on ne peut y répondre que par des suppositions non encore étayées de preuves directes. On pourrait croire qu'elles se forment au cours de l'oogénèse sous l'impulsion directrice donnée par le noyau au métabolisme cellulaire. Ainsi penseront ceux qui, comme O. Hertwig, voient dans la chromatine du noyau le substratum de toutes les causes profondes de l'ontogénèse.

D'autres feront intervenir l'influence créatrice du milieu, d'hormones circulant dans le sang ou les liquides organiques de la mère.

Mais on pourra aussi considérer avec tout autant de raison et peut-être avec plus de logique, que la question, ainsi formulée, ne comporte pas de réponse, parce que le protoplasme de l'œuf avec ses localisations régionales, spécifiquement différentes dans chaque espèce animale, représente le protoplasme-type de l'espèce ; sa composition est telle par le fait même qu'il existe. Elle n'est pas créée à chaque génération successive, mais se maintient dans les cellules-mères des oogonies, à travers tous les stades du développement individuel.

Dans cette manière de voir, l'œuf apparaît, de par le contenu et la répartition matérielle de son protoplasme, comme la cellule-type, la cellule idéale de chaque espèce animale. Sa composition physico-chimique et ses propriétés biologiques sont ce qu'en ont fait les empreintes lentes et continues subies au cours de l'évolution phylogénétique.

Il n'y a donc pas, comme le voudraient Weissmann, Nägeli, De Vries et bien d'autres, de plasma ancestral, d'idioplasme ou de particules matérielles spécifiques et mystérieuses destinées à assurer l'ontogénèse et l'hérédité ;

si, sacrifiant à la tradition, on veut employer quand même le terme d'idioplasme, il devient synonyme du protoplasme tel que nous venons de le définir et il fait alors double emploi.

Quant au noyau, il est, dans l'œuf comme ailleurs, un élément essentiel de la vie cellulaire. Si l'œuf est une cellule, c'est parce qu'il a un noyau. Celui-ci participe au travail dont l'œuf est le siège, travail qui après de longs détours, aboutit à la formation d'un organisme nouveau et dont l'activité nucléaire ne saurait être exclue ; mais nous ignorons en quoi consiste réellement cette activité et quel rôle exact joue le noyau dans le fonctionnement d'une cellule quelconque.

Cette façon de comprendre la structure de l'œuf s'harmonise en tout point avec les idées, qu'en commun avec bien d'autres auteurs d'ailleurs, nous avons développées au chapitre IV, quand nous avons indiqué sous quelle forme le problème de l'hérédité se pose devant l'embryologie.

Elle ne contient peut-être qu'une minime parcelle de vérité, mais elle a provisoirement notre sympathie, parce que les faits connus s'y conforment sans effort et parce qu'elle ne recourt à rien de plus inexplicable que ce qu'on cherche à expliquer. Bien des théories plus fouillées et plus complètes n'ont pas cet avantage.

La dernière question à envisager est le sort réservé au protoplasme-type au cours de la segmentation et du développement ultérieur. Pour que cette question puisse être traitée avec la précision que son importance comporte, il est nécessaire d'établir quelques principes préliminaires.

Jusqu'ici notre étude a exclusivement porté sur l'œuf

vierge, l'œuf fécondé et les premiers blastomères qui en dérivent. Nous avons vu que la morula, la blastula forment *un tout* au même titre que l'œuf lui-même, car elles proviennent essentiellement de son morcellement : la somme d'énergie dépensée à cet effet est relativement minime (Fauré-Frémiet), et la seule transformation chimique importante à signaler pendant ces premiers stades est une synthèse de chromatine aux dépens du cytoplasme.

Dans la suite du développement, la gastrula, la larve, l'organisme adulte, malgré la complexité croissante de leur structure, continuent à former un tout dont les parties, quelque diversifiées qu'elles soient, restent étroitement associées. Les petites différences initiales, d'ordre quantitatif plutôt que qualitatif, s'exagèrent dans leurs effets et cela pour des causes multiples, mais les corrélations qui les fondaient dans l'ensemble, n'en persistent pas moins et s'accusent même davantage.

Au moment où la blastula commence à se transformer, le rapport normal entre le volume du cytoplasme et celui du noyau est atteint dans chaque cellule ; le résultat essentiel de la segmentation est donc réalisé et l'œuf commence une nouvelle étape du chemin qu'il doit parcourir. Mais à partir de là des facteurs nouveaux entrent en jeu. Le développement cesse d'être une succession pure et simple de divisions cellulaires ; après chaque mitose les deux cellules-filles s'accroissent au point de reprendre la taille de la cellule-mère. *Elles se nourrissent*, c'est-à-dire qu'elles renouvellent constamment l'énergie qu'elles dépensent ; elles atteignent ce but, soit en utilisant les réserves qu'elles contiennent, soit en assimilant des matériaux qui leur viennent de parties plus éloignées du

germe [1], ou bien encore en prenant leurs aliments dans le milieu extérieur. Selon la place qu'elles occupent, elles pourront, pour vivre, se multiplier et *s'accroître*, puiser à ces trois sources à la fois ou seulement à l'une ou l'autre d'entre elles.

La topographie des groupements cellulaires dont se compose l'œuf en voie de développement acquiert alors une importance primordiale. Les différences constitutionnelles qui les séparent et qui proviennent de leur origine même, déjà accrues par l'utilisation spéciale des matériaux nutritifs qu'elles provoquent, le sont plus encore du fait que la quantité et la qualité de ces matériaux varient selon la voie qui les amène. Relations de voisinage, nature de l'apport alimentaire, et activité spécifique superposent donc leurs effets et deviennent des causes de différenciations régionales de plus en plus profondes.

Ainsi s'expliquent, dans la larve qui grandit constamment, les inégalités de croissance, les déplacements cellulaires et d'une façon générale les mécanismes multiples qu'une évolution ontogénétique met en œuvre. A chaque moment des rapports nouveaux s'établissent entre les parties, modifiant le réseau des corrélations, provoquant des actions et des réactions infiniment variées, donnant à des tactismes divers l'occasion de se manifester.

La composition matérielle et dynamique de l'œuf fécondé, dont l'étude, si fragmentaire qu'elle soit encore, a exigé tant de labeur, n'est donc qu'un canevas où les grandes lignes du développement embryonnaire seules sont tracées. Dès qu'il est mis en marche, d'incessants

[1] C'est le cas dans les œufs télolécithiques très chargés de réserves, et même dans tous les autres à un moment donné.

facteurs nouveaux viennent broder sur ce canevas les méandres de l'organogénèse.

On voit donc que dans la succession des processus qui constitue une ontogénèse, il y a lieu de distinguer deux grands groupes de différenciations et c'est un des mérites de Roux d'avoir exactement compris l'importance de cette distinction : les unes sont *spontanées*, c'est-à-dire qu'elles sont le résultat de la constitution même de la partie de l'œuf où elles se font, ou du groupe de cellules qui en provient [1] ; les autres sont *provoquées*, ce qui veut dire qu'elles sont dues aux corrélations établies entre des régions voisines ou éloignées et elles se présentent comme des réactions à des actions quelconques.

Nous venons d'esquisser ce qu'est, en réalité, la formation d'un organisme nouveau aux dépens d'un œuf fécondé ; nous avions surtout en vue de faire ressortir la complexité des problèmes qu'elle pose. Le but lointain de l'embryologie causale est de dépister, à chaque stade, les facteurs agissants, de reconnaître les différenciations spontanées pour en analyser le mécanisme et en apprécier les conséquences, de classer les différenciations provoquées selon leurs résultats et les circonstances dont elles relèvent.

Ce but n'est pas encore atteint, il est à peine besoin de le dire, mais les recherches ont été poussées assez loin, pour que l'esquisse que nous avons tracée dans les pages précédentes puisse être considérée, non pas comme une

[1] Roux a insisté à diverses reprises sur le fait que la différenciation spontanée (Selbstdifferenzierung) est en réalité *provoquée* par les interactions réciproques des *particules* constituant la *partie* en voie de différenciation.

vue de l'esprit simplement plausible, mais comme une réalité qui n'attend plus de l'avenir qu'un parachèvement dans son ensemble et de la précision dans ses détails.

Nous pouvons, grâce à elle, en revenir à la question posée et chercher à nous représenter ce que devient, au cours de l'ontogénèse, la composition spécifique du protoplasme de l'œuf.

Modifiée dès la première segmentation, mais souvent capable de se rétablir dans les deux cellules-filles si on rompt leurs connexions, susceptible de le faire encore, sous les mêmes conditions, dans les quatre blastomères issus des deux premières divisions de l'œuf, récupérable parfois, dans certaines cellules privilégiées, à des stades plus avancés, cette composition va se perdant de plus en plus au fur et à mesure que les différenciations progressent. Mais il est évident qu'elle ne se modifie pas en même temps et dans la même mesure dans toutes les cellules ou dans tous les groupes de cellules.

Il en est parmi ceux-ci qui, de par leur origine même, seront très tôt détournés de la composition fondamentale du protoplasme de l'espèce ; les connexions constamment renouvelées qui s'établissent entre eux et leurs voisins, l'allure spéciale de leur métabolisme, déterminée par la place qu'ils occupent et par l'impulsion de leurs corrélations, y créeront des structures fonctionnelles rapidement fixes et indélébiles. Tel est le cas, par exemple, du système nerveux chez tous les Métazoaires.

Par contre, dans d'autres de ces groupes, plus favorisés, l'empreinte des corrélations, moins accentuée, laissera possible un retour à l'état initial, lequel étant l'état normal, typique de l'espèce, doit avoir une tendance naturelle à se rétablir dès que des conditions propices le permettent.

Dans cette catégorie rentrent sûrement les cellules-mères des produits sexuels, les éléments formateurs des bourgeons, des gemmules, des statoblastes, etc.

Entre ces deux extrêmes, il y a place pour une série d'intermédiaires grâce auxquels s'explique la possibilité des degrés divers de l'aptitude à la régénération et de la propagation par division.

Dans la vie physiologique de l'embryon ou de l'organisme adulte, l'existence des corrélations fonctionnelles, issues elles-mêmes d'une hétérogénéité primaire du germe, est le facteur essentiel grâce auquel les cellules embryonnaires perdent de plus en plus leur potentialité totale pour se spécialiser dans un organe déterminé ; elles ne pourront la recouvrer que si les corrélations viennent à être rompues, soit sous l'influence de causes naturelles, soit par une intervention expérimentale ; mais il est clair qu'elles le pourront d'autant moins que leurs différenciations auront été poussées plus loin, que des structures plus définitives y auront pris naissance, qu'elles auront, en un mot, plus complètement et plus rapidement vieilli.

Dans certains organismes et dans certains tissus d'un même organisme, la perte des potentialités totales est précoce et définitive ; dans d'autres elle ne se fait qu'avec lenteur, reste longtemps provisoire et on conçoit la possibilité d'une foule d'intermédiaires.

Il ne serait nullement difficile d'étayer cet énoncé général de faits objectifs. La littérature spéciale relative à la régénération fourmille d'exemples où, selon l'expression usuelle, des cellules ou des groupes de cellules ont repris des « caractères et des propriétés embryonnaires ». Seulement pour que ces observations acquissent une valeur vraiment explicative, il faudrait que dans chaque cas, la

généalogie de ces cellules pût être tracée jusqu'à l'œuf lui-même.

Si les potentialités réelles et totales des blastomères et des groupes de cellules qui en dérivent, étaient connues à tous les stades du développement d'un organisme, on pourrait prédire avec un haut degré de probabilité, les propriétés « virtuelles » ou « latentes » des divers tissus et organes du corps. On énumérerait à l'avance ceux qui ont donné tout ce qu'ils peuvent, ceux qui sont capables de régénération et dans quelle limite, ceux qui peuvent former des bourgeons ou des gemmules, ceux enfin qui sont capables de devenir des cellules sexuelles. L'étude raisonnée aurait ainsi remplacé l'empirisme inévitable des recherches actuelles sur la régénération et sur la reproduction asexuée.

Ne considérons pas comme une chimère l'espoir de pénétrer aussi avant dans la connaissance des organismes ; les potentialités des blastomères et le lignage cellulaire sont bien connus dans des formes multiples et nombreux sont les travaux consacrés à l'important problème des différenciations spontanées et provoquées au cours de l'oogénèse. L'œuvre est donc commencée, mais il reste beaucoup à faire pour coordonner et compléter les notions acquises. Peut-être alors les enchaînements d'idées et les rapprochements de faits que justifient nos connaissances présentes devront-ils être corrigés ; mais c'est la loi du progrès scientifique et nous savons tous que dans les sciences d'observation la vérité est au terme d'une longue série d'erreurs.

Quoi qu'il en soit, n'est-il pas remarquable que le long détour de l'analyse des propriétés de l'œuf vierge et du spermatozoïde, puis de l'œuf fécondé et segmenté, nous

ramène aux considérations développées dans le premier chapitre de ce livre et à l'explication donnée par CHILD de la génération agame? Certes il était à prévoir qu'un pont l'unissait à la reproduction sexuée ; mais il nous semble que ce pont est maintenant bien réel et qu'on peut en distinguer les contours.

Nous avons déjà dit, et nous ne faisions d'ailleurs que répéter ce que d'autres auteurs, spécialement CAULLERY, avaient exprimé depuis longtemps, que la propagation agame, quel que soit le mode sous lequel elle se manifeste, n'est qu'un accident dans la vie des animaux ; elle se produit sous l'influence de conditions éthologiques qu'il est difficile de déterminer et est en étroite connexion avec l'aptitude à la régénération. Envisagée au point de vue physiologique, elle a la valeur d'une expérience naturelle et a permis d'appliquer à l'organisme adulte cette notion si féconde de la potentialité réelle et de la potentialité totale, que les propriétés découvertes aux blastomères avaient acquise à la science.

C'est peut-être de là qu'elle tire son principal intérêt, car après que le naturaliste a constaté ce qu'un animal *est* et *fait*, il lui faut rechercher, s'il veut le connaître complètement, ce qu'il est, *en outre, capable d'être et de faire*. La vie, pour être comprise, doit être examinée sous tous ses aspects, même — et surtout — ceux qui se dissimulent le mieux à l'observateur.

Ainsi les faits et les idées que l'étude expérimentale de l'œuf a mis en lumière, débordant du cadre de l'embryologie proprement dite, viennent constituer un chapitre nouveau de la biologie générale.

*
* *

Au cours de notre exposé, nous avons été aussi objectif que possible ; nous nous sommes toujours accroché aux faits, mais en les sériant dans leur ordre naturel, de façon à ce que le lien qui les unit apparaisse aussi nettement que possible aux yeux du lecteur. Chaque fois que l'hypothèse devenait nécessaire, nous en avons usé, non pas pour l'ériger au rang de théorie, mais pour laisser entrevoir, grâce à elle, la possibilité de trouver l'explication cherchée dans une analyse plus fouillée des faits déjà établis.

D'ailleurs, quand on sait les comprendre, les faits parlent plus clair que les théories. Ils s'expliquent les uns par les autres, et l'on finit toujours par pouvoir exprimer en une formule simple le mécanisme de leur enchaînement et la loi qui préside à leur réalisation.

Cette méthode a la clarté et la sincérité qui conviennent à la science. Elle laisse à l'inconnu la large place qui lui revient encore dans l'état actuel de nos connaissances et ce n'est pas un de ses moindres mérites, puisqu'elle indique ainsi aux chercheurs la tâche qu'ils ont encore à remplir.

Elles ne manquent pas, cependant, les grandes théories qui veulent expliquer toute l'hérédité avec toutes ses conséquences. Nous n'y avons pourtant pas recouru ; nous ne les avons pas exposées et c'est à peine si, au cours de ce livre, on trouvera une allusion à leur existence. Cette négligence ne vient pas d'un dédain qui serait injustifié sinon outrecuidant ; elle a une cause plus profonde. Tous les auteurs de ces théories : Darwin, Nägeli, De Vries, Weismann, O. Hertwig, pour ne citer que ceux de

l'avant-plan, ont cru devoir imaginer, pour expliquer l'hérédité c'est-à-dire les propriétés de l'œuf, l'existence de particules ou de substances spéciales auxquelles ils ont donné des noms variés, qu'ils ont localisées de façons diverses et dont ils ont même, parfois, prévu la structure. Or, nous ne voyons pas la nécessité de ces complications. Nous croyons que les gemmules, les pangènes et autres idioplasmes figurés, construits par ces auteurs, ne donnent que l'apparence trompeuse d'une explication et préjugent de structures qui n'ont pas été observées et qui même, pour certaines d'entre elles, ne peuvent pas l'être et ne le seront jamais.

D'ailleurs, en France même, ces théories ont été exposées et critiquées à diverses reprises. Outre le scepticisme que l'on trouve à leur égard dans les travaux de Henneguy et de Caullery et qui s'adresse surtout aux schémas de Weismann, Y. Delage leur a consacré une bonne partie de son livre sur l'hérédité ; sans diminuer l'intérêt que certaines d'entre elles présentent, il en a montré les points faibles, les invraisemblances et l'insuffisance de leurs bases objectives. Plus récemment, Prenant a excellemment mis au point ce qu'il faut en penser en présence des idées modernes sur la structure du protoplasme.

En reprenant ce débat, nous n'aurions pu que répéter une fois de plus ce qui a été si bien exprimé avant nous.

Nous n'ajouterons plus qu'un mot. Ceux à qui les questions traitées dans ce livre sont familières n'auront pas manqué de constater que le titre de ce chapitre : « l'œuf, cellule-type de l'espèce », rappelle étrangement la notion de la *cellule spécifique* (Artzelle) introduite dans la science par O. Hertwig. Il n'y a guère là qu'une analogie verbale ; certes, un fonds d'idées communes est in-

déniable : la cellule spécifique d'O. Hertwig possède aussi la totalité des potentialités nécessaires pour former un organisme nouveau, mais O. Hertwig croit à l'isotropie de l'œuf ; ses potentialités seraient l'apanage d'un idioplasme, c'est-à-dire d'une substance héréditaire qui siégerait dans le noyau. Nous croyons, au contraire, à l'hétérotropie de l'œuf ; pour nous l'idioplasme est superflu et le cytoplasme joue dans *toutes* les manifestations de la vie cellulaire un rôle qui s'accorde avec celui du noyau, mais qui ne lui est inférieur en rien.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

—

N.-B. — Le lecteur trouvera dans cet Index la plupart des travaux d'embryologie causale dont il a été fait usage pour la rédaction du texte. En revanche, les recherches d'ordre descriptif n'y sont mentionnées que quand elles offrent un intérêt particulier.

Baehr (W.-B. von). Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von *Aphis saliceti* mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. *Archiv für Zellforschung*, t. III, 1909.

Baltzer (F.). 1. Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. *Idem*, t. II, 1909.

— 2. Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und der Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. *Idem*, t. V, 1910.

Barfurth (D.). Regeneration und Involution. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, t. I à XVIII, 1891 à 1913.

Bataillon (E.). 1. La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie générale. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XI, 1900.

— 2. Etudes expérimentales sur l'évolution des Amphibiens. Les degrés de la maturation de l'œuf et la morphogénèse. *Idem*, t. XII, 1901.

— 3. Nouveaux essais de parthénogénèse expérimentale chez les Vertrébrés inférieurs. *Idem*, t. XVIII, 1904.

BATAILLON (E.). 4. Imprégnation et fécondation. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, 1906.

— 5. L'imprégnation hétérogène sans amphimixie nucléaire chez les Amphibiens et les Echinodermes. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXVIII, 1909.

— 6. Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogénèse traumatique. *Archives de zoologie expérimentale et générale.* Sér. V, t. VI, 1910.

— 7. Contribution à l'analyse expérimentale des phénomènes karyocinétiques chez Ascaris megalocephala. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXX, 1910.

— 8. Les deux facteurs de la parthénogénèse traumatique chez les Amphibiens. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, 1911.

9. La parthénogénèse des Amphibiens et la fécondation chimique de Lœb. *Annales des Sciences naturelles* (zoologie). 9e série, 1912.

BENEDEN (Ed. Van) et JULIN (C.). 1. Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères. *Archives de biologie*, t. I, 1881.

— 2. La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. *Idem*, t. V, 1884.

BENEDEN (Ed. Van). 3. Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. *Idem*, t. IV, 1883.

BENEDEN Ed. (Van). 4. et NEYT (A.). Nouvelles recherches sur la fécondation et la division cellulaire chez l'Ascaride mégalocéphale. *Bulletin de l'Académie royale de Belgique, classe des Sciences*, 1887.

BORING (Alice). A small chromosome in Ascaris megalocephala. *Archiv für Zellforschung*, t. IV, 1909.

BORN (Gustav). Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf das Froschei. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. XXIV, 1884.

BOVERI (Th.). 1. *Zellenstudien* I-VI, Iena, G. Fischer, 1887-1907.

— 2. Polarität der Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, t. XIV, 1901.

— 3. *Das Problem der Befruchtung*. Iena, G. Fischer 1902.

— 4. Ueber den Einfluss der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XVI, 1903.

— 5. Ueber die Beziehung des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. *Verhandlungen der physikalische-medicinische Gesellschaft zu Würzburg*, 1909.

— 6. et HOGUE. Ueber die Möglichkeit, Ascariseier zur Teilung in zwei gleichwertige Blastomeren zu veranlassen. *Idem*, 1909.

— 7. Ueber Geschlechtschromosomen bei Nematoden. *Archiv für Zellforschung*, t. IV, 1909.

— 8. Ueber die Teilung centrifugierter Eier von Ascaris megalocephala. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXX, 1910.

— 9. Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren. *Festschrift für R. Hertwig*, t. III, 1910.

— 10. Ueber das Verhalten der Geschlechtschro-

mosomen bei Hermaphroditismus. *Verhandlungen der physikalische-medicinische Gesellschaft zu Würzburg*, N. F. 41, 1911.

BRACHET (A.). 1. Recherches expérimentales sur l'œuf de Rana fusca. *Archives de Biologie*, t. XXI, 1904.

— 2. Recherches expérimentales sur l'œuf non segmenté de Rana fusca. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXII, 1906.

— 3. Les idées actuelles sur la potentialité des blastomères. *Bulletin de la Société royale zoologique et malacologique de Belgique*, t. LXIII, 1907.

— 4. L'hérédité dans l'œuf. *Revue des Idées*, 1908.

— 5. La polyspermie expérimentale comme moyen d'analyse de la fécondation. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXX, 1910.

— 6. Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'œuf de Rana fusca. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, Sér. V, t. VI, 1910.

— 7. Etude sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'œuf parthénogénétique de Rana fusca. *Archives de biologie*, t. XXVI, 1911.

— 8. La polyspermie expérimentale dans l'œuf de Rana fusca. *Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, t. LXXIX, 1912.

— 9. Différenciations « spontanées », différenciations « provoquées » et leurs intermédiaires au cours du développement embryonnaire. *C. R. de la Société de biologie de Paris*, t. LXXVII, 1914.

— 10. Sur l'évolution cyclique du cytoplasme dans l'œuf activé. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, septembre 1915.

BURY (Janina). Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0°-C. auf die Entwicklung Echinidencier. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXVI, 1913.

CALKINS (G. V.). Studies on the life of Protozoa. *Journal of experimental Zoology*, t. I, 1904.

CAULLERY (Maurice). 1. Contribution à l'étude des Ascidies composées. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXVIII, 1895.

— 2. L'œuf et la genèse des organes. *Revue du mois*, t. I, 1906.

— 3. Recherches sur les Synascidies du genre Colella et considérations sur la famille des Distomidae. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XLII, 1908.

— 4. Variation et hérédité. Tendances et problèmes actuels. *Revue du mois*, t. X, 1910.

— 5. *Les problèmes de la sexualité*. Bibliothèque de philosophie scientifique, Paris, Flammarion, 1913.

CERFONTAINE (P.). Recherches sur le développement de l'Amphioxus. *Archives de Biologie*, t. XXII, 1906-1907.

CHABRY. 1. Tube capillaire porte-objet et perforation des éléments cellulaires. *C. R. de la Société de biologie de Paris*, 1886.

2. Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1887.

CHILD (C.-M.). 1. *Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution.* Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, XI, 1911, Leipzig, Engelmann.

CHILD (C.-M.). 2. A study of senescence and rejuvenescence based on experiments with Planaria dorotocephala. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXI, 1911.

— 3. Studies on dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. V. The relation between resistance to depressing agents and rate of metabolism in Planaria dorotocephala and its value as a method of investigation. *Journal of experimental Zoology*, t. XIV, 1913.

— 4. Starvation, rejuvenescence and acclimation in Planaria dorotocephala. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXVIII, 1914.

— 5. A dynamic conception of the organic individual. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, Baltimore, vol. I, 1915.

CONKLIN (Edwin G.). 1. The embryology of Crepidula. *Boston Academy of Science. Reports*, 1897.

— 2. Karyokinesis and Cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula and other gasteropods. *Journal of the Academy of Science*. Philadelphia, t. XII, 1902.

— 3. The organisation and cell-lineage of the Ascidian. *Idem*, t. XV, 1905.

— 4. Mosaic development in Ascidian egg. *Journal of experimental Zoology*, vol. II, 1905.

— 5. Does half of an ascidian egg give rise to a whole larva ? *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXI, 1906.

— 6. The mechanism of heredity. *Science* N. S. t. XXVII, 1908.

CONKLIN (Edwin G.). 7. The effects of centrifugal force upon the organization and development of the eggs of fresh water Pulmonates. *Journal of experimental Zoology*, t. IX 1910.

— 8. Cell size and nuclear size. *Idem*, t. XII, 1912.

— 9. Why polar bodies do not develop ? *Proceedings of the national Academy of Sciences*, Baltimore, t. I, 1915.

CRAMPTON (E.). Experimental studies on Gasteropod development. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. III, 1896.

DELAGE (Yves). 1. Etudes sur la mérogonie. *Archives de zoologie expérimentale et générale*. Sér. III, t. VII, 1899.

— 2. Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. *Idem*.

— 3. Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogénèse artificielle chez les Echinodermes. *Idem*, Sér. III, t. IX, 1901.

— 4. Les théories de la fécondation. *Comptes rendus du Ve Congrès international de Zoologie*, Berlin, 1901.

— 5. L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogénèse expérimentale chez les Astéries. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, t. CXXXV, 1901.

— 6. *L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale*, Paris, Schleicher, 2e éd., 1903,

— 7. Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. Elevage de larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, Sér. IV, t. VII, 1908.

DELAGE (Yves). 8. et GOLDSMITH (Marie). *Les théories de l'évolution*. Bibliothèque de philosophie scientifique, Paris, Flammarion.

— 9. et GOLDSMITH (Marie). *La parthénogénèse naturelle et expérimentale.* *Idem*, 1913.

10. Les facteurs mécaniques de la division cellulaire. *Mercure de France*, t. CX, 1914.

DELLA VALLE (P.). 1. Le analogie fisico-chimiche della formazione e della dissoluzione dei cromosomi. *Monitore zoologico italiano*, t. XX, 1911.

— 2. La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. *Archivio zoologico italiano*, t. VI, 1912.

DE MEYER (J.). Observations et expériences relatives à l'action exercée par des extraits d'œufs et d'autres substances sur les spermatozoïdes, *Archives de Biologie*, t. XXVI, 1911.

DRIESCH (Hans). 1. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung*, Leipzig, Engelmann, 1893.

— 2. Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. IV, 1896.

— 3. Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, t. VIII, 1899.

— 4. Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. VIII, 1899.

— 5. Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes, *Idem.*, t. X, 1900.

— 6. *Die organische Regulationen*, Leipzig, Engelmann, 1901.

— 7. Neue Ergänzungen zur Entwicklungs-

DRIESCH (Hans). 7. physiologie des Echinidenkeimes. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XIV, 1902.

— 8. Studien zur Entwicklungsphysiologie der Bilateralität, *Idem*, t. XXI, 1906.

— 9. Zur Theorie der organischen Symmetrie. *Idem*, t. XXVI, 1908.

— 10. Die Entwicklungsphysiologie von 1902-1905. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, t. XIV, 1906.

— 11. Die Entwicklungsphysiologie von 1905-1908, *Idem*, t. XVII, 1908.

— 12. und MORGAN (T.-H.). Zur Analyse der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. II, 1895.

DUESBERG (J.). Plastosomen, « Apparato reticolare », und Chromidialapparat. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, t. XX, 1912.

EDWARDS (Ch. S.). The idiochromosomes in Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. *Archiv für Zellforschung*, t. V, 1910.

ENRIQUES (P.). La sexualité chez les Protozoaires. *Rivista di Scienza*, 1909.

ERDMANN (Rh.). Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigel. *Archiv für Zellforschung*, t. II, 1908.

FAURÉ-FRÉMIET (E.). Le cycle germinatif chez l'Ascaris megalocephala. *Archives d'anatomie microscopique*, t. XV, 1913.

FERNANDEZ (M.). Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. *Morphologisches Jahrbuch*, t. XXXIX, 1909.

FISCHEL (A.). 1. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei, I, II, III, IV. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. VI et VIII, 1898.

— 2. Entwicklung und Organdifferenzierung, *Idem*, t. XV, 1903.

Gallardo (A.). 1. La division de la cellule, phénomène bipolaire de caractère électro-colloïdal, *Idem*, t. XXVIII, 1909.

— 2. L'interprétation bipolaire de la division karyocinétique. *Anales del Museo nacional de Buenos-Ayres*, t. VI, 1906.

Gérard (P.). Recherches sur la spermatogénèse chez Stenobothrus biguttulus. *Archives de biologie*, t. XXIV, 1909.

Godlewski (Emil, jun.). 1. Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden-und Crinoidenfamilie. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XX, 1906.

— 2. Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äussere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden, *Idem*, t. XXVI, 1908.

— 3. *Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet.* Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Tiere. Leipzig, Engelmann, 1909.

— 4. Studien über die Entwicklungserregung. I Combination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXIII, 1911.

— 5. Physiologie der Zeugung. *Handbuch der vergleichenden Physiologie*, publié par H. Winterstein, t. III, f. 2, 1913.

Grégoire (V.). Les cinèses de maturation dans les deux règnes. *La cellule*, t. XXII, 1905 et XXVI, 1910.

Gurwitsch (A.). Ueber Prämissen und anstossgebende Fakto-

ren der Furchung und Zellvermehrung. *Archiv für Zellforschung*, t. II, 1909.

HARPER (E.-H.). The fertilization and early development of the pigeon 's egg. *American Journal of Anatomy*, t. III, 1904.

HARTOG (Marcus). 1. Mitokinetism in the mitotic spindle and in the polyasters. *Archiv für Entwicklungsmechanick*, t. XXVII, 1909.

— 2. Une force nouvelle : le Mitokinétisme. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, t. CLI, 1910.

HENNEGUY (L.-F.). 1. Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XXIX, 1893.

— 2. Recherches sur l'atrésie des follicules de De Graaf chez les Mammifères et quelques autres Vertébrés. *Idem*, t. XXX, 1894.

— 3. *Leçons sur la cellule*, Paris, Carré, 1896.

— 4. Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. *Archives d'anatomie microscopique*, t. I, 1898.

— 5. *Les Insectes*, Paris, Masson et Cie, 1904.

— 6. Sur la parthénogénèse expérimentale chez les Amphibiens. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, CLII, 1911.

HERBST (Curt). 1. *Formative Reize in der tierischen Ontogenese*, Leipzig, Engelmann, 1901.

— 2. Vererbungsstudien. VI. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXVII, 1909 et VII. *Idem*, t. XXXIV, 1912.

HERLANT (Maurice). 1. Recherches sur les œufs di- et trispermiques de grenouille. *Archives de Biologie*, t. XXVI, 1911.

— 2. Etude sur les bases cytologiques du mécanisme de la parthénogénèse expé-

HERLANT (Maurice). 2. rimentale chez les Amphibiens. *Idem*, t. XXVIII, 1913.

— 3. Sur l'existence d'un rythme périodique dans le déterminisme des premières phases du développement parthénogénétique chez l'Oursin. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, t. CLVIII, 25 mai 1914.

— 4. Sur le mécanisme de la première segmentation de l'œuf d'Oursin dans la parthénogénèse expérimentale. *Idem*, t. XLVIII, 10 août 1914.

HERLITZKA (A.). 1. Contributo allo studio della capacita evolutiva dei due primi blastomeri nell'uovo di Tritone. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. II, 1895.

— 2. Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di Tritone. *Idem*, t. IV, 1896.

HÉROUARD (Ed.). 1. Relations entre la dépression et la formation de pseudoplanula tentaculaire chez le Scyphistome. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, t. CLVI, 1913.

— 2. Pœcilogonie pédogénésique chez Chrysaora isoceles. *Idem*, t. CLVIII, 1914.

— 3. L'hémiplexie et la phylogénèse des Echinodermes. *Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco*, N° 301, 1915.

HERTWIG (Oskar). 1. Ueber den Werth der ersten Furchungszellen fur die Organbildung des Embryo. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. XLII, 1893.

— 2. Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. *Idem*, t. LXXVII, 1911.

— 3. Disharmonische Idioplasmaverbindun-

HERTWIG (Oskar). 3. gen und ihre Folgen. *Scientia*, t. XII, 1912.

— 4. *Allgemeine Biologie*, Iena, Fischer, 4e éd., 1912.

— 5. Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. LXXXII, 1913.

HERTWIG (Richard). Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblem nebst eignen Untersuchungen. *Biologisches Centralblatt*, t. XXXII, 1912.

HERTWIG (Paula). Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. LXXXI, 1913.

HERTWIG (Günther). 1. Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung mit normalen Samen. *Idem*, t. LXXVII, 1911.

— 2. Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. *Idem*, t. LXXIX, 1912.

— 3. Parthenogenesis bei Wirbeltieren hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. *Idem*, t. LXXXI, 1913.

HINDERER (Th.). Ueber die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluss von Kohlensaüre, *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXVIII, 1914.

HINDLE (E.). A cytological study of artificial parthenogenesis in Strongylocentrotus purpuratus. *Idem*, t. XXXI, 1911.

HOGUE (J.-M.). Ueber die Wirkung der Centrifugalkraft auf die Eier von Ascaris megalocephala. *Idem*, t. XXIX, 1910.

JENKINSON (J.-W.). 1. On the relation between the symmetry of the egg, the symmetry of segmentation and the symmetry of the embryo

JENKINSON (J.-W.). 1. of the Frog. *Biometrika*, t. VII, 1910.
— 2. On the origin of the polar aud bilateral structure of the egg of the sea-urchin. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXII, 1911.

KONOPACKA (B.). Die Gestaltungsvorgänge der in verschiedenen Entwicklungsstadien zentrifugierten Froschkeime. *Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie*, 1908.

KONOPACKI (M.). 1. Ueber den Einfluss hypertonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier. *Archiv für Zellforschung*, t. VII, 1911.
— 2. Ueber mikroskopische Veränderungen welche während der in Echinideneieren mittels verschiedener chemischer Reagentien hervorgerufenen Cytolyse auftreten. *Bulletin international de l'Académie des Sciences de Cracovie*, 1912.

KORSCHELT (E.) und HEIDER (K.). *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tieren. Allgemeiner Teil*, Iena, Fischer, 1902-1910.

KOSTANECKI. 1. Zur Morphologie der künstlichen parthenogenetischen Entwicklung bei Mactra. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. LXXII, 1908.
— 2. et WIERZESKI. Ueber das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. *Idem*, t. XLVII, 1896.

KRÜGER (Eva). Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, t. CV, 1913.

KUPELWIESER (H.). 1. Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXVII, 1909.
— 2. Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruch-

KUPELWIESER (H.). 2. tung der Seeigeleier durch Wurmsperma *Archiv für Zellforschung*, t. VIII, 1912.

KUSCHAKEWITZ (S.). Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Ein Beitrag zur Sexualitätsproblem. *Festschrift für R. Hertwig*, 1910.

LAMS (H.). Etude de l'œuf de cobaye aux premiers stades de l'embryogénèse. *Archives de biologie*, t. XXVIII, 1913.

LANKESTER (E. Ray). Notes in embryology and classification. *Quarterly Journal of microscopical Science*, t. XVIII, 1877.

LAQUEUR (E.). Ueber Teilbildungen aus dem Froschei und ihre Postgeneration. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXVIII, 1909.

LILLIE (Frank R.). 1. Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. *Journal of experimental Zoology*, t. III, 1906.

— 2. Studies on fertilization in Nereis. III et IV. *Idem*, t. XII, 1912.

— 3. Studies in fertilization. VI. The mechanism of fertilization in Arbacia. *Idem*, t. XVI, 1914.

LILLIE (Ralph S.). 1. The general biological significance of changes in the permeability of the surface layer or plasmamembrane of living cells. *Biological Bulletin*, t. XVII, 1909.

— 2. The physiology of cell division. V. Substitution of anesthetics for hypertonic sea water and cyanide in artificial parthenogenesis in Starfish egg. *Journal of experimental Zoology*, t. XV, 1913.

LOEB (J.). 1. and WASTENEY (Hardolph). Die Oxydationsvorgänge im befruchtetem und unbefruchtetem Seesternei. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXV, 1912.

LOEB (J.). 2. *Artificial Parthenogenesis and Fertilization.* The University of Chicago Press, 1913.

MAAS (O.). 1. Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München*, 1901.

— 2. *Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte.* Wiesbaden, Bergmann, 1903.

MAC CLENDON (J.-F.). 1. On the dynamics of cell division. I. The electric charge on colloïds in living cells in the root tips of plants. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXI, 1910.

— 2. On the dynamics of cell division. II. Changes of permeability of developing eggs to electrolytes. *American journal of physiology*, t. XXVII, 1910.

— 3. The relation of permeability change to cleavage in the frog's egg. *Science*, t. XXXIII, 1911.

— 4. On the dynamics of cell division. III. Artificial parthenogenesis in Vertebrates. *American journal of physiology*, t. XXIX, 1912.

MARCHAL (P.). 1. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. *Archives de Zoologie expérimentale et générale.* Sér. IV, t. II, 1904.

— 2. Contribution à l'étude de la biologie des Chermes. *Annales des Sciences naturelles. Zoologie*, Sér. IX, t. XVIII, 1913.

MASING. Ueber das Verhalten der Nucleinsaüre bei der Furchung des Seeigeleies. *Zeitschrift für physiologische Chemie*, t. LXVII, 1910.

MATHEWS (A.-P.). Artificial parthenogenesis produced by mechanical agitation. *American journal of Physiology*, t. VI, 1901.

MAUPAS (E.). 1. Sur la multiplication des Infusoires ciliés. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*. Sér. II, t. VI, 1888.

— 2. Le rajeunissement Karyogamique chez les Ciliés. *Idem*, Sér. II, t. VII, 1889.

MOHR (Otto L.). 1. Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei Locusta viridissima. *Archives de Biologie*, t. XXIX, 1914. (La publication de ce fascicule, terminé en août 1914, a été retardée par la guerre.)

— 2. Sind die Heterochromosomen wahre Chromosomen. *Archiv für Zellforschung*, t. XIV, 1915.

MORGAN (T.-H.). 1 et TSUDA (U.). The orientation of the frog's egg. *Quarterly journal of microscopical Science*, t. XXXV, 1894.

— 2. Experimental studies on Echinoderm eggs. *Anatomischer Anzeiger*, t. IX, 1894.

— 3. A study of variation in cleavage. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. II, 1895.

— 4. Studies on the partial larvae of Sphaerechinus. *Idem*, t. II, 1895.

— 5. Half embryos and whole embryos from one of the first two blastomeres of the frog's egg. *Anatomischer Anzeiger*, t. X, 1895.

— 6. The fertilization of non nucleated fragments of Echinoderm eggs. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. III, 1896.

— 7. The production of artificial astrospheres. *Idem*, t. III, 1896.

— 8. Regeneration in egg, embryo and adult. *American Naturalist*, t. XXXV, 1901.

MORGAN (T.-H.). **9.** The relation between normal and abnormal development of the frog. I à IX. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XV à XIX, 1902-1905.

— **10** et BORING (Alice). The relation of the first plane of cleavage and the grey crescent to the median plane of the embryo of the frog. *Idem*, t. XVI, 1903.

— **11.** *Experimental Zoology.* New-York, Mac Millan, 1906.

— **12.** The influence of a strong centrifugal force on the frog's egg. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXII, 1906.

— **13** and LYON (E.-P.). The relation of the substances of the egg separated by a strong centrifugal force to the location of the embryo. *Idem*, t. XXIV, 1907.

— **14.** The effect of centrifuging the egg of the Mollusc Cumingia. *Science*, N. S., t. XXVII, 1908.

— **15.** and SPOONER. The polarity of the centrifuged egg. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXVIII, 1909.

— **16.** A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. *Journal of experimental Zoology*, t. VII, 1909.

— **17.** The effect of altering the position of the cleavage planes in eggs with precocious segregation. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXIX, 1910.

— **18.** Cytological studies of centrifuged eggs. *Journal of experimental zoology*, t. IX, 1910.

— **19.** Chromosomes and Heredity. *American Naturalist*, t. LXIV, 1910.

MORGAN (T.-H.). 20. *Regeneration. Uebersetzt von Moszkowski*, Leipzig, Engelmann, 1912.

— 21. The elimination of the sex chromosome from the male producing eggs of Phylloxerans. *Journal et experimental zoology*, t. XII, 1912.

— 22. Localization of the hereditary Material in the Germ Cells. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, Baltimore, vol. I, 1915.

MOSZKOWSKI (Max). 1. Ueber die Wirkung der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung des bilateralen symmetrischen Aufbaues des Froscheies. *Archiv fur mikroskopische Anatomie*, t. LX, 1902.

— 2. Zur Analysis der Schwerkraftwirkung auf die Entwicklung des Froscheies *Idem*, t. LXI, 1903.

MULLER (K.). Reductionserscheinungen bei Susswasserschwamme. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXXII, 1911.

NEWMANN (H.-H.). Further studies of the process of heredity in Fundulus hybrids. *Journal of experimental Zoology*, t. VIII, 1910.

NEWMANN (H.). and PATTERSON (J.). The development of the nine banded Armadillo. *Journal of Morphology*, t. XXI, 1910.

NICOLAS (A.). 1. Recherches sur l'embryologie des Reptiles. II. Contribution à l'étude de la fécondation chez l'orvet. *Archives d'anatomie microscopique*, t. III, 1900.

— 2. Nouvelles observations relatives à la fécondation chez l'orvet. *C. R. Société de biologie de Paris*, 1903.

— 3. Recherches sur l'embryologie des Reptiles. IV. La segmentation chez l'orvet. *Archives de Biologie*, t. XX, 1904.

PETER (K.). 1. Experimentelle Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXVII, 1909.

— 2. Neue experimentelle Untersuchungen über die Grösse der Variabilität und ihre biologische Bedeutung. *Idem*, t. XXXI, 1911.

PFLÜGER (E.). Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und die Entwicklung des Embryo. *Archiv für die gesammte Physiologie*, t. XXXI, XXXII, XXXIV, 1883 et 1884.

POPOFF (M.). Experimentelle Zellstudien. III. Ueber einige Ursache der physiologischen Depression der Zelle. *Archiv für Zellforschung*, t. IV, 1909.

PRENANT (A.). 1. Les mitochondries et l'ergastoplasme. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XLVI, 1910.

— 2. Théories et interprétations physiques de la mitose. *Idem*, t. XLVI, 1910.

— 3. La substance héréditaire et la base cellulaire de l'hérédité. *Idem*, t. XLVII, 1911.

ROBERT (A.). Recherches sur le développement des Troques. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*. Sér. III, t. II, 1902.

ROUX (Wilhelm). 1. *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik*, Leipzig, Engelmann, 1894. (Renferme tous les premiers travaux classiques d'embryologie expérimentale de l'auteur.)

— 2. Ueber die verschiedene Entwicklung isolirter erster Blastomeren. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. I, 1895.

— 3. Für unser Programm und seine Verwirklichung. *Idem*, t. V, 1897.

— 4. Bemerkungen über die Achsenbestim-

Roux (Wilhelm). 4. mung des Froschembryo und die Gastrulation des Froscheies. *Idem*, t. XIV, 1902.

— 5. Ueber die Selbstregulation der Lebewesen. *Idem*, XIII, 1902.

— 6. Ueber die Ursachen der Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Froschei. *Anatomischer Anzeiger*, t. XXIII, 1903.

— 7. *Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft.* Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Tiere. Leipzig, Engelmann, 1905.

Rückert (J.). 1. Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. *Festschrift für C. von Kupffer*, 1899.

— 2. Ueber Polyspermie. *Anatomischer Anzeiger*, t. XXXVII, 1910.

Schleip (W.). Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. *Archiv für Zellforschung*, t. VII, 1911.

Schreiner (A. u. K. E.). 1. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtzellen. *Archives de Biologie*, t. XXII, 1906.

— (K. E.). 2. Kurze Bemerkung zur Frage von der Bedeutung des Kerns und des Zelleibes als Erblichkeitsträger. *Biologisches Centralblatt*, t. XXXII, 1912.

Schultze (Oskar). 1. Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven, mit Hilfe abnormer Gravitationsrichtung. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. I, 1895.

— 2. Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwicklung. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. LV, 1899.

SPEMANN (H.). Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XII, 1901-XV, 1902-XVI, 1903.

SPOONER (G. B.). Embryological Studies with the centrifuge. *Journal of experimental Zoology*, t. X, 1910.

STEVENS (N. M.). The effect of ultra-violet light upon the developing eggs of Ascaris megalocephala. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XXVII, 1909.

STRICHT (O. Vander). La structure de l'œuf des Mammifères. *Mémoires de l'Académie royale de Belgique*, 1909.

SURFACE (F.-M.). The early development of a Polyclad. *Proceeding of the Academy of natural Sciences*. Philadelphia, 1907.

TEICHMANN (E.). Ueber die Beziehung zwischen Astrosphären und Furchen. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. XVI, 1903.

VEJDOVSKY (F.). Zum Problem der Vererbungsträger. *Verhandlungen der böhmischen Akademie der Wissenschaft zu Prag*, 1912.

WARBURG. Ueber die Oxydationen in lebenden Zellen nach Versuchen am Seeigelei. *Zeitschrift für physiologische Chemie*, t. LXVI, 1910.

WETZEL (G.). 1. *Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmissbildungen von Rana fusca*. Inaugural Dissertation. Berlin, 1896.

— 2. Centrifugierversuche an unbefruchteten Eiern von Rana fusca. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. LXIII, 1904.

WILSON (Edm.-B.). 1. The cell. lineage in Nereis. *Journal of Morphology*, t. VI, 1892.

— 2. Amphioxus and the mosaic theory of development. *Idem*, t. VIIII, 1893.

— 3. On cleavage and mosaic work. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. III, 1896.

— 4. Experimental studies in cytology. I. A cytological study of artificial partheno-

WILSON (Edm.-B.). 4. genesis in sea urchin eggs. *Idem*, t. XII, 1901.

— 5. Experimental studies in cytology. II. Some phenomena of fertilization and cell division in etherised eggs. *Idem*, t. XIII, 1901.

— 6. Experiments on cleavage and localisation in Nemertine egg. *Idem*, t. XVI, 1903.

— 7. Cytasters and centrosomes in artificial parthenogenesis. *Zoologischer Anzeiger*, t. XXVIII, 1904.

— 8. Experimental studies on germinal localisation. I et II. *Journal of experimental Zoology*, t. I, 1904.

— 9. *The cell in development and inheritance.* Columbia University biological Series, 1906.

— 10. A new theory of sex production, *Science*, t. XXIII, 1906.

— 11. The sex-chromosome. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. LXXVII, 1911. (Contient un exposé de la question et un résumé de VII Mémoires de l'auteur intitulés : Studies on chromosomes.)

— 12. Studies on chromosomes. VIII. Observations on the maturation phenomena, with considerations on synapsis and reduction. *Journal of experimental Zoology*, t. XIII, 1912.

WILSON (H.-V.). 1. On some phenomena of coalescence and regeneration in Sponges. *Idem*, t. V, 1907.

— 2. Development of Sponges from dissociated tissue cells. *Bulletin of the bureau of fisheries.* Washington, N. 30, 1911.

WINIWARTER (H. von). 1. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères, *Archives de Biologie*, t. XVII, 1900.

— 2. et SAINMONT (G.). Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. *Idem*, t. XXIV, 1908-1909.

— 3. Etudes sur la spermatogénèse humaine. *Idem*, t. XXVII, 1912.

WOODRUFF (L.-L.). 1. Two thousand generations of Paramœcium. *Archiv für Protistenkunde*, t. XXI, 1911.

— 2. A five years pedigree race of Paramœcium. *Proceedings of the society of experimental Biology and Medicine*, IX, 1912.

YATSU (S.). Experiments on the development of egg fragments in Cerebratulus. *Biological Bulletin*, 1904.

ZELENY. Experiments on the localization of developmental factors in the Nemertine egg. *Journal of experimental Zoology*. t. I, 1904.

ZOJA (R.). Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune Mesuse. *Archiv für Entwicklungsmechanik*, t. I et II, 1895.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES

—

Pages

Accroissement (Période d') 54
Amphimixie nucléaire. 154
Architomie. 16
Aster (Voir énergide) .
Baehr (Von). . 170, 171
Balbiani. . . . 18, 55
Baltzer . . . 170, 240
Bambeke (Van) . . . 202
Bancroft. 121
Bataillon, 86, 91, 105, 113-115, 117, 127, 130, 132, 133, 138-143, 147, 152, 159, 209, 214-216, 219-221, 225, 227, 228, 233, 242. . . 246
Beneden (Van), 49, 74, 75, 77, 78, 99, 117, 152, 154-156, 160, 193, 194, 207, 208, 247, 248. . . 258
Bernard (Claude) . 33
Blastomère. 81
Blastula. 83
Bonnevie . . . 77, 94
Boring. 262
Born. 281
Bourgeonnement. . . 23
Bourgeon d'hiver . . 26
Boveri, 99, 122, 126, 152, 153, 175, 178, 183, 184, 191, 193. 275, 285-287, 294, 295 300
Brachet, 79, 88, 101, 102, 124, 127, 140-142, 150, 176, 181, 203, 205, 219, 227-229, 231, 261, 262, 267. 283. 290
Braus 85
Brown-Séquard . . 33
Bury 92, 245

Pages

Calkins 45, 110
Caullery, 26, 27, 37, 38, 46, 48, 132, 161, 174, 251, 253, 290, 311 313
Centrosome (Signification du) 99
Cerfontaine . 268, 290
Chabry. 273
Child, 32, 34, 36, 110, 111, 114. 117
Chromatine. 65
Chromosomes (Signification des). . . . 65
Chromosomiale (Formule). 66
Chun 26, 251
Conjugaison (appariement des chromosomes). 70
Conklin, 65, 77, 158, 176, 178, 187, 191, 193, 207, 273, 293 . 298
Copulation des pronuclei (Causes de la). . 101
Corrélations physiologiques :
chez l'adulte . . 33
dominantes . . . 34
dans l'œuf . . . 300
Crampton. 275
Croissant gris :
signification . . 200
origine. 205
Cytoplasme (Composition du). 49

Pages

Darwin. 312
Dehorne. 141
Delage, 86, 87, 92, 98, 105, 118, 120, 122, 127, 129, 130, 132, 133, 135-138, 142, 143, 145, 146, 154, 159, 176, 178, 187, 195, 196, 214-216, 221, 223, 225, 247, 299. 313
De Meyer. 121
Dépression :
chez les Protozoaires. . . . 45
dans l'œuf vierge. 110
Deutoplasme. . . . 49
Deutoplasmolyse . . 177
De Vries . . 303, 312
Différenciations spontanées. 307
Différenciations provoquées. 307
Dimorphisme spermatique. 165
Disjonction chromatique dans la spermatogénèse. 250
Dispermie chez l'Oursin. 183
Division (Reproduction par). 14
Driesch, 7, 38, 191, 197, 260, 261, 270, 271, 273, 274, 283,

Pages
285, 287, 299, 301
Duesberg . . 188, 189
Edwards. 170
Elimination chromatique :
dans la fécondation partielle. . 237
dans la réduction caryogamique . 247
Embryons partiels . . 264
Energide :
accessoire . . . 217
parthénogénétique 214
spermatique . . . 79
Enriquès. 45
Entéléchie 301
Epuration de l'œuf mûr. 114
Fauré-Frémiet, 56, 57, 75, 108, 109, 112, 116, 146, 154, 209, 210, 245, 269, 275, 298, 300 . . . 305
Fécondation (aspects de la). 75
Fécondation localisée. 204
— partielle . 233
Fernandez . . 161, 291
Fick. 85
Fischel. . 259, 272, 274
Francotte 65
Gallardo . . 223, 299
Gamètes. 11
Gemmule 28
Gérard, 70, 71, 162, 249
Giard 122, 127

Pages
Globules polaires (Formation des). . . . 60
Godlewski, 12, 123, 143, 176, 178, 187, 237, 244-246, 269, 285
Goldsmith, 132, 133, 135 143
Grégoire 69
Halkin . . . 193, 258
Hartog . . . 223, 299
Heider . . . 12, 26
Hémiembryon. . . . 260
Henking. 85
Henneguy, 59, 66, 93, 98, 141, 148, 171, 173, 252, 253. . . 313
Herbst, 92, 147, 214, 222, 224, 285. . . 287
Hérédité :
générale. . . . 176
spéciale. . . . 177
au point de vue embryologique . 199
Herlant, 88, 124, 140-142, 152, 156, 158, 159, 176, 181, 183, 214, 216, 217, 219, 220, 222-224, 227, 228, 232, 235, 242
Herlitzka, 267, 279, 280
Hermaphroditisme . . 175
Hérouard. . . 27, 37
Hertwig (Günther). . 235
Hertwig (Oskar), 86, 120, 155, 187, 192,

Pages
235, 244, 260-262, 267, 303. 312 . . 314
Hertwig (Paula) . . 235
Hertwig (Richard), 86, 110, 174 . . . 184
Hétérochromosome. . 163
Hibernacula. 27
Hinderer. . . 92, 158
Hindle. . . . 214, 222
Hormone. 33
Idioplasme. 187
Inertie de l'œuf (causes de). 110
Isolement des parties :
mécanique. . . . 38
physiologique . . 36
Jenkinson. . . 194, 203
Julin . . 193, 207, 258
Konopacka 245
Kopsch. 263
Korschelt . . 12, 26
Kostanecki. . 77, 152
Krüger. 235
Kupelwieser, 234, 338 246
Kuschakiewitz. . . 174
Lams. 208
Laqueur 261
Lillie (F.-R.), 100, 151, 193, 242. . . 293
Lillie (R.-S.), 111, 112, 114, 117, 132. 137
Localisations germinales :
dans l'œuf fécondé 192
dans l'œuf vierge 231
dans l'œuf segmenté. . . . 259
Loeb, 77, 105, 116, 121, 127, 132-138, 141, 142, 144, 159, 214, 215, 221-223, 225, 226 235
Loyez. 55
Lyon. 293
Mac Clendon . 141, 283
Mac Clung. 161
Manifestations dynamiques :
de la fécondation. 170
de la parthénogénèse. 236
Marchal, 160, 254, 255 291
Masing. 245
Maturation :
cytoplasmique . . 146
(équilibre de) . . 56
nucléaire 69
Maupas. . . . 45, 110
Mérocytes. 95
Mérogonie. 122
— croisée. . . 123
Mérotomie. 18
Meves. 188
Michaelis. 85
Micropyle. 76
Milieu (importance du). 107
Milne Edwards (H.). 34
Minot (Ch.-S.) . . . 247
Mitochondries. . . . 188
Mohr, 72, 162, 165,

Pages
166 249
Monospermie (Causes de la). 84
MONTGOMMERY. . . 161
MONTICELLI 46
MORGAN, 100, 152, 161, 170-172, 174, 176, 188, 200, 221, 262, 274, 282, 283, 285, 293. 298
Morula 81
MOSZKOWSKI. . 281, 282
MÜLLER. . . . 28, 37
NÄGELI, 120, 187, 303, 312
NEWMANN, 161, 179, 291
NICOLAS . . 85, 87, 96
Œufs :
oligolécithiques . 49
lécithiques . . . 49
en mosaïque . . 272
régulateurs . . . 285
Oocyte. 54
Oogénèse. 59
Oogonie. 53
OPPEL 85, 96
Paratomie. 17
Parthénogénèse artificielle :
méthodes 132
signification . . . 129
valeur respective des deux temps 225
Parthénogénèse naturelle. 251
PATTERSON, 85, 161, 291
Périvitellin (Liquide). 86

Pages
PETER. 177
PFLUEGER . . 258, 281
Polarité (de l'œuf). . 51
Polyembryonie . . . 291
Polyspermie :
expérimentale . . 88
physiologique . . 94
POPOFF. 110
Potentialité réelle . . 270
— totale . . 271
PRENANT, 66, 98, 120, 135, 153, 154, 187-189, 223, 299. . . 313
Pronucleus femelle. . 77
— mâle. . . 78
Protoplasme (Composition). 98
Protoplasme-type spécifique. 303
RAY-LANKESTER. . . 194
Réaction propre de l'œuf 140
Réductie. 28
Réduction caryogamique. 73
Remaniement des matériaux ovulaires (Importance du). . 284
Reproduction asexuée :
description . . . 12
interprétation . . 29
Reproduction sexuée (Caractères généraux). 40
ROBERT. 193

Pages

Roux, 7, 197, 200, 202-204, 258, 260-262, 267, 270, 273, 299 307
Rückert, 85, 87, 95, 101
Sachs. 292
Schleip. 175
Schreiner, 69, 71, 74, 176, 178 249
Schultze, 199, 200, 202, 262, 282- . . 284
Segmentation :
caractères généraux. 80
signification. . . 262
Sénilité (Signification biologique). . . . 111
Sexe (Détermination du). 160
Spanandrie. 255
Spemann, 267, 279-281 283
Spermatide. 57
Spermatocytes. . . . 54
Spermatogénèse . . . 54
Spermatogonie. . . . 53
Spermatozoïde :
forme 52
histogénèse . . . 57
Spooner . . . 293, 298
Sporulation végétative. 26
Stevens . . . 161, 275
Strassburger . 155, 244
Stricht (Vander), 55, 77, 117 208
Strobilisation. . . . 20
Surface. 193
Sutton. 161
Symétrie bilatérale :
de l'œuf fécondé. 194
de l'œuf vierge. . 230
Synapsis. 71
Syncytium vitellin . . 95
Teichmann . . 158, 218
— (Loi de). . 159
Tichomiroff. . . . 132
Traînée spermatique . 202
Tsuda. . . . 200, 262
Vésicule germinative . 67
Weismann, 120, 187, 303, 312 313
Wetzel. 282
Whitman. 193
Wilson (Edm.-B.), 87. 100, 152, 161, 163, 168-170, 191-193, 195-199, 208, 221, 249, 259, 275, 285. 290
Wilson (H.-V.), 28, 37. 38
Winiwarter (Von), 68, 74, 169. 249
Woodruff, 45, 110 . 255
Yatsu. . . . 196, 285
Zeleny, 196, 197. . 285
Ziegler (K.). . . . 261
Zoja, 193, 257, 285, 290

TABLE SYSTÉMATIQUE DES MATIÈRES

—

Pages

Avant-Propos. 1

Introduction. 3

CHAPITRE PREMIER

Les cellules sexuelles et la continuité de la vie

L'organisme actuel et son germe. 9
La reproduction asexuée et la reproduction sexuée. . . 11
Les modalités de la reproduction asexuée :
La division. 14
Le bourgeonnement. 23
La sporulation végétative. 26
Essai d'interprétation de la reproduction asexuée. . . 29
L'isolement physiologique et expérimental des parties. . 35
Caractères généraux de la reproduction sexuée. . . . 40

CHAPITRE II

Morphologie de l'œuf mûr et de l'œuf fécondé

Composition anatomique des éléments sexuels 47
Origine et développement des cellules sexuelles . . . 53
Histogénèse de l'œuf 54
— du spermatozoïde 56

Pages

Evolution du noyau pendant l'oogénèse et la spermatogénèse : réduction caryogamique. 65
Morphologie de la fécondation. 75
Esquisse des processus de la segmentation. 80
Aperçu des problèmes posés par la fécondation. . . . 83
Causes de la monospermie. 84
Interprétation de la polyspermie physiologique . . . 94
Origine et propriétés de l'énergide spermatique. . . . 97
Causes de la copulation des pronuclei. 101

CHAPITRE III

Les propriétés physiologiques et ontogénétiques de l'œuf vierge

Position de la question. 105
Influence du milieu 107
L'œuf mûr, cellule inerte et agonisante. 108
Recherche des causes de l'état d'inertie de l'œuf mûr. . 110
Théorie de Child et de Lillie. 111
Théorie de Bataillon 113
Potentialités ontogénétiques respectives de l'œuf et du spermatozoïde 118
Méthodes d'analyse :
Hybridation 122
Polyspermie 124
Parthénogénèse expérimentale. 128
Procédé de Lœb 133
Procédé de Delage 135
Procédé de Bataillon 138
Conclusion 144
Potentialités ontogénétiques de l'oocyte. 144

CHAPITRE IV

Les propriétés physiologiques et ontogénétiques de l'œuf fécondé

Pages
Les actes de la fécondation. 149
Apport d'un centrosome 151
Apport d'un demi-noyau 154
Détermination sexuelle du produit de l'œuf fécondé. . . 160
Apport de caractères paternels 176
Hérédité générale et hérédité spéciale. 176
Influences spécifiques du spermatozoïde. 178
Le problème de l'hérédité en embryologie. 187
Manifestations dynamiques de la fécondation. 190
Position de la question et recherches préliminaires. . . 191
Les manifestations dynamiques dans l'œuf de grenouille. 199
Cause immédiate des manifestations dynamiques . . . 209

CHAPITRE V

Fécondation et parthénogénèse

Compensation dans la parthénogénèse de l'absence d'un demi-noyau et d'un centrosome spermatiques . . . 213
Formation de l'énergide femelle. 214
Réduction artificielle de la masse ovulaire à diviser. . . 216
Renforcement artificiel de l'activité centrosomiale . . . 219
Augmentation artificielle de la quantité de chromatine ovulaire 224
Les localisations germinales dans la parthénogénèse expérimentale 226
Manifestations dynamiques de la parthénogénèse dans l'œuf de grenouille. 227

Pages

Manifestations dynamiques de la polyspermie dans l'œuf de grenouille 229
Conclusions. 231
La fécondation partielle et ses degrés. 233
Signification de l'élimination de chromatine dans la fécondation partielle 243
Utilisation de ces données pour l'explication de la réduction caryogamique. 246
La parthénogénèse naturelle. 251
Résumé sommaire des Chapitres III, IV et V. 255

CHAPITRE VI

La signification de la segmentation

La segmentation, en tant que simple morcellement de l'œuf. 257
La potentialité réelle et la potentialité totale des blastomères 269
Œufs à développement en mosaïque stricte. 272
Œufs intermédiaires 278
Œufs à développement régulateur. 284
La polyembryonie 291
Signification biologique des substances qui extériorisent les localisations germinales 292

CHAPITRE VII

L'œuf, cellule-type de l'espèce

Signification véritable des localisations germinales. . . 295
Protoplasme et deutoplasme 297
Différences régionales dans la composition du protoplasme et leur importance 298

Pages
Origine et destinée du protoplasme-type de l'espèce . . 302
Les facteurs de l'ontogénèse 304
Possibilité du retour à l'état initial. 308
Valeur des grandes théories de l'hérédité. 312

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 315

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES . 339

TABLE SYSTÉMATIQUE DES MATIÈRES. 345

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

Publiée sous la direction du Dr TOULOUSE,

Nous avons entrepris la publication, sous la direction générale de son fondateur, le Dr Toulouse, Directeur à l'École des Hautes-Études, d'une ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE de langue française dont on mesurera l'importance à ce fait qu'elle est divisée en 40 sections ou Bibliothèques et qu'elle comprendra environ 1 000 volumes. Elle se propose de rivaliser avec les plus grandes encyclopédies étrangères et même de les dépasser, tout à la fois par le caractère nettement scientifique et la clarté de ses exposés, par l'ordre logique de ses divisions et par son unité, enfin par ses vastes dimensions et sa forme pratique.

PLAN GÉNÉRAL DE L'ENCYCLOPÉDIE

Mode de publication. — L'*Encyclopédie* se composera de monographies scientifiques, classées méthodiquement et formant dans leur enchaînement un exposé de toute la science. Organisée sur un plan systématique, cette Encyclopédie, tout en évitant les inconvénients des Traités, — massifs, d'un prix global élevé, difficiles à consulter, — et les inconvénients des Dictionnaires, — où les articles scindés irrationnellement, simples chapitres alphabétiques, sont toujours nécessairement incomplets, — réunira les avantages des uns et des autres.

Du Traité, l'*Encyclopédie* gardera la supériorité que possède un

ensemble complet, bien divisé et fournissant sur chaque science tous les enseignements et tous les renseignements qu'on en réclame. Du Dictionnaire, l'*Encyclopédie* gardera les facilités de recherches par le moyen d'une table générale, l'*Index* de l'*Encyclopédie*, qui paraîtra dès la publication d'un certain nombre de volumes et sera réimprimé périodiquement. L'*Index* renverra le lecteur aux différents volumes et aux pages où se trouvent traités les divers points d'une question.

Les éditions successives de chaque volume permettront de suivre toujours de près les progrès de la science. Et c'est par là que s'affirme la supériorité de ce mode de publication sur tout autre. Alors que, sous sa masse compacte, un traité, un dictionnaire ne peut être réédité et renouvelé que dans sa totalité et qu'à d'assez longs intervalles, inconvénients graves qu'atténuent mal des suppléments et des appendices, l'*Encyclopédie scientifique*, au contraire, pourra toujours rajeunir les parties qui ne seraient plus au courant des derniers travaux importants. Il est évident, par exemple, que si des livres d'algèbre ou d'acoustique physique peuvent garder leur valeur pendant de nombreuses années, les ouvrages exposant les sciences en formation, comme la chimie physique, la psychologie ou les technologies industrielles, doivent nécessairement être remaniés à des intervalles plus courts.

Le lecteur appréciera la souplesse de publication de cette *Encyclopédie*, toujours vivante, qui s'élargira au fur et à mesure des besoins dans le large cadre tracé dès le début, mais qui constituera toujours, dans son ensemble, un traité complet de la Science, dans chacune de ses sections un traité complet d'une science, et dans chacun de ses livres une monographie complète. Il pourra ainsi n'acheter que telle ou telle section de l'*Encyclopédie*, sûr de n'avoir pas des parties dépareillées d'un tout.

L'*Encyclopédie* demandera plusieurs années pour être achevée ; car pour avoir des expositions bien faites, elle a pris ses collaborateurs plutôt parmi les savants que parmi les professionnels de la rédaction scientifique que l'on retrouve généralement dans les œuvres similaires. Or les savants écrivent peu et lentement : et il est préférable de laisser temporairement sans attribution certains ouvrages plutôt que de les confier à des auteurs insuffisants. Mais cette lenteur et ces vides ne présenteront pas d'inconvénients, puisque chaque

livre est une œuvre indépendante et que tous les volumes publiés sont à tout moment réunis par l'*Index* de l'*Encyclopédie*. On peut donc encore considérer l'Encyclopédie comme une librairie, où les livres soigneusement choisis, au lieu de représenter le hasard d'une production individuelle, obéiraient à un plan arrêté d'avance, de manière qu'il n'y ait ni lacune dans les parties ingrates, ni double emploi dans les parties très cultivées.

Caractère scientifique des ouvrages. — Actuellement, les livres de science se divisent en deux classes bien distinctes : les livres destinés aux savants spécialisés, le plus souvent incompréhensibles pour tous les autres, faute de rappeler au début des chapitres les connaissances nécessaires, et surtout faute de définir les nombreux termes techniques incessamment forgés, ces derniers rendant un mémoire d'une science particulière inintelligible à un savant qui en a abandonné l'étude durant quelques années ; et ensuite les livres écrits pour le grand public, qui sont sans profit pour des savants et même pour des personnes d'une certaine culture intellectuelle.

L'*Encyclopédie scientifique* a l'ambition de s'adresser au public le plus large. Le savant spécialisé est assuré de rencontrer dans les volumes de sa partie une mise au point très exacte de l'état actuel des questions ; car chaque Bibliothèque, par ses techniques et ses monographies, est d'abord faite avec le plus grand soin pour servir d'instrument d'études et de recherches à ceux qui cultivent la science particulière qu'elle présente, et sa devise pourrait être : *Par les savants, pour les savants*. Quelques-uns de ces livres seront même, par leur caractère didactique, destinés à servir aux études de l'enseignement secondaire ou supérieur. Mais, d'autre part, le lecteur non spécialisé est certain de trouver, toutes les fois que cela sera nécessaire, au seuil de la section, — dans un ou plusieurs volumes de généralités, — et au seuil du volume, — dans un chapitre particulier, — des données qui formeront une véritable introduction le mettant à même de poursuivre avec profit sa lecture. Un vocabulaire technique, placé, quand il y aura lieu, à la fin du volume, lui permettra de connaître toujours le sens des mots spéciaux.

II
ORGANISATION SCIENTIFIQUE

Par son organisation scientifique, l'*Encyclopédie* paraît devoir offrir aux lecteurs les meilleures garanties de compétence. Elle est divisée en Sections ou Bibliothèques, à la tête desquelles sont placés des savants professionnels spécialisés dans chaque ordre de sciences et en pleine force de production, qui, d'accord avec le Directeur général, établissent les divisions des matières, choisissent les collaborateurs et acceptent les manuscrits. Le même esprit se manifestera partout : éclectisme et respect de toutes les opinions logiques, subordination des théories aux données de l'expérience, soumission à une discipline rationnelle stricte ainsi qu'aux règles d'une exposition méthodique et claire. De la sorte, le lecteur, qui aura été intéressé par les ouvrages d'une section dont il sera l'abonné régulier, sera amené à consulter avec confiance les livres des autres sections dont il aura besoin, puisqu'il sera assuré de trouver partout la même pensée et les mêmes garanties. Actuellement, en effet, il est, hors de sa spécialité, sans moyen pratique de juger de la compétence réelle des auteurs.

Pour mieux apprécier les tendances variées du travail scientifique adapté à des fins spéciales, l'*Encyclopédie* a sollicité, pour la direction de chaque Bibliothèque, le concours d'un savant placé dans le centre même des études du ressort. Elle a pu ainsi réunir des représentants des principaux Corps savants, Établissements d'enseignement et de recherches de langue française :

Institut.
Académie de Médecine.
Collège de France.
Muséum d'Histoire naturelle.
École des Hautes-Études.
Sorbonne et Ecole normale.
Facultés des Sciences.
Facultés des Lettres.
Facultés de médecine.
Instituts Pasteur.
Ecole des Ponts et Chaussées.
École des Mines.
Ecole Polytechnique.
Conservatoire des Arts et Métiers.
Ecole d'Anthropologie.
Institut National agronomique.
École vétérinaire d'Alfort.
École supérieure d'Électricité.
École de Chimie industrielle de Lyon.
École des Beaux-Arts.
École des Sciences politiques.
Observatoire de Paris.
Hôpitaux de Paris.

III
BUT DE L'ENCYCLOPÉDIE

Au XVIIIe siècle, « l'Encyclopédie » a marqué un magnifique mouvement de la pensée vers la critique rationnelle. A cette époque, une telle manifestation devait avoir un caractère philosophique. Aujourd'hui, l'heure est venue de renouveler ce grand effort de critique, mais dans une direction strictement scientifique ; c'est là le but de la nouvelle *Encyclopédie*.

Ainsi la science pourra lutter avec la littérature pour la direction des esprits cultivés, qui, au sortir des écoles, ne demandent guère de conseils qu'aux œuvres d'imagination et à des encyclopédies où la science a une place restreinte, tout à fait hors de proportion avec son importance. Le moment est favorable à cette tentative ; car les nouvelles générations sont plus instruites dans l'ordre scientifique que les précédentes. D'autre part la science est devenue, par sa complexité et par les corrélations de ses parties, une matière qu'il n'est plus possible d'exposer sans la collaboration de tous les spécialistes, unis là comme le sont les producteurs dans tous les départements de l'activité économique contemporaine.

A un autre point de vue, l'*Encyclopédie*, embrassant toutes les manifestations scientifiques, servira comme tout inventaire à mettre au jour les lacunes, les champs encore en friche ou abandonnés, — ce qui expliquera la lenteur avec laquelle certaines sections se développeront, — et suscitera peut-être les travaux nécessaires. Si ce résultat est atteint, elle sera fière d'y avoir contribué.

Elle apporte en outre une classification des sciences et, par ses divisions, une tentative de mesure, une limitation de chaque domaine. Dans son ensemble, elle cherchera à refléter exactement le prodigieux effort scientifique du commencement de ce siècle et un moment de sa pensée, en sorte que dans l'avenir elle reste le document principal où l'on puisse retrouver et consulter le témoignage de cette époque intellectuelle.

On peut voir aisément que l'*Encyclopédie* ainsi conçue, ainsi réalisée, aura sa place dans toutes les bibliothèques publiques, universitaires et scolaires, dans les laboratoires, entre les mains des savants, des industriels et de tous les hommes instruits qui veulent se tenir

au courant des progrès, dans la partie qu'ils cultivent eux-mêmes ou dans tout le domaine scientifique. Elle fera jurisprudence, ce qui lui dicte le devoir d'impartialité qu'elle aura à remplir.

Il n'est plus possible de vivre dans la société moderne en ignorant les diverses formes de cette activité intellectuelle qui révolutionne les conditions de la vie ; et l'interdépendance de la science ne permet plus aux savants de rester cantonnés, spécialisés dans un étroit domaine. Il leur faut, — et cela leur est souvent difficile, — se mettre au courant des recherches voisines. A tous, l'*Encyclopédie* offre un instrument unique dont la portée scientifique et sociale ne peut échapper à personne.

IV

CLASSIFICATION DES MATIÈRES SCIENTIFIQUES

La division de l'*Encyclopédie* en Bibliothèques a rendu nécessaire l'adoption d'une classification des sciences, où se manifeste nécessairement un certain arbitraire, étant donné que les sciences se distinguent beaucoup moins par les différences de leurs objets que par les divergences des aperçus et des habitudes de notre esprit. Il se produit en pratique des interpénétrations réciproques entre leurs domaines, en sorte que, si l'on donnait à chacun l'étendue à laquelle il peut se croire en droit de prétendre, il envahirait tous les territoires voisins ; une limitation assez stricte est nécessitée par le fait même de la juxtaposition de plusieurs sciences.

Le plan choisi, sans viser à constituer une synthèse philosophique des sciences, qui ne pourrait être que subjective, a tendu pourtant à échapper dans la mesure du possible aux habitudes traditionnelles d'esprit, particulièrement à la routine didactique, et à s'inspirer de principes rationnels.

Il y a deux grandes divisions dans le plan général de l'*Encyclopédie* : d'un côté les sciences pures, et, de l'autre, toutes les technologies qui correspondent à ces sciences dans la sphère des applications. A part et au début, une Bibliothèque d'introduction générale est

consacrée à la philosophie des sciences (histoire des idées directrices, logique et méthodologie).

Les sciences pures et appliquées présentent en outre une division générale en sciences du monde inorganique et en sciences biologiques. Dans ces deux grandes catégories, l'ordre est celui de particularité croissante, qui marche parallèlement à une rigueur décroissante. Dans les sciences biologiques pures enfin, un groupe de sciences s'est trouvé mis à part, en tant qu'elles s'occupent moins de dégager des lois générales et abstraites que de fournir des monographies d'êtres concrets, depuis la paléontologie jusqu'à l'anthropologie et l'ethnographie.

Étant donnés les principes rationnels qui ont dirigé cette classification, il n'y a pas lieu de s'étonner de voir apparaître des groupements relativement nouveaux, une biologie générale, — une physiologie et une pathologie végétales, distinctes aussi bien de la botanique que de l'agriculture, — une chimie physique, etc.

En revanche, des groupements hétérogènes se disloquent pour que leurs parties puissent prendre place dans les disciplines auxquelles elles doivent revenir. La géographie, par exemple, retourne à la géologie, et il y a des géographies botanique, zoologique, anthropologique, économique, qui sont étudiées dans la botanique, la zoologie, l'anthropologie, les sciences économiques.

Les sciences médicales, immense juxtaposition de tendances très diverses, unies par une tradition utilitaire, se désagrègent en des sciences ou des techniques précises ; la pathologie, science de lois, se distingue de la thérapeutique ou de l'hygiène qui ne sont que les applications des données générales fournies par les sciences pures, et à ce titre mises à leur place rationnelle.

Enfin, il a paru bon de renoncer à l'anthropocentrisme qui exigeait une physiologie humaine, une anatomie humaine, une embryologie humaine, une psychologie humaine. L'homme est intégré dans la série animale dont il est un aboutissant. Et ainsi, son organisation, ses fonctions, son développement s'éclairent de toute l'évolution antérieure et préparent l'étude des formes plus complexes des groupements organiques qui sont offertes par l'étude des sociétés.

On peut voir que, malgré la prédominance de la préoccupation pratique dans ce classement des Bibliothèques de l'*Encyclopédie scientifique*, le souci de situer rationnellement les sciences dans leurs

rapports réciproques n'a pas été négligé. Enfin il est à peine besoin d'ajouter que cet ordre n'implique nullement une hiérarchie, ni dans l'importance ni dans les difficultés des diverses sciences. Certaines, qui sont placées dans la technologie, sont d'une complexité extrême, et leurs recherches peuvent figurer parmi les plus ardues.

Prix de la publication. — Les volumes, illustrés pour la plupart, seront publiés dans le format in-18 jésus et cartonnés. De dimensions commodes, ils auront 400 pages environ, ce qui représente une matière suffisante pour une monographie ayant un objet défini et important, établie du reste selon l'économie du projet qui saura éviter l'émiettement des sujets d'exposition. Le prix étant fixé uniformément à 5 francs, c'est un réel progrès dans les conditions de publication des ouvrages scientifiques, qui, dans certaines spécialités, coûtent encore si cher.

TABLE DES BIBLIOTHÈQUES

Directeur : Dr TOULOUSE, Directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études.

Secrétaire général : H. PIÉRON,

Directeurs des Bibliothèques :

1. *Philosophie des Sciences.* P. Painlevé, de l'Institut, professeur à la Sorbonne.

I. Sciences pures

A. Sciences mathématiques :

2. *Mathématiques* . . . J. Drach, chargé de cours à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris.
3. *Mécanique* . . . . J. Drach, chargé de cours à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris.

B. Sciences inorganiques :

4. *Physique.* . . . . . A. Leduc, professeur adjoint de physique à la Sorbonne.
5. *Chimie physique* . . J. Perrin, professeur de chimie-physique à la Sorbonne.
6. *Chimie* . . . . . A. Pictet, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Genève.
7. *Astronomie et Physique céleste* . . . . . J. Mascart, professeur à l'Université, directeur de l'Observatoire de Lyon.
8. *Météorologie* . . . . J. Mascart, professeur à l'Université, directeur de l'Observatoire de Lyon.
9. *Minéralogie et Pétrographie.* . . . . A. Lacroix, secrétaire perpétuel de l'Académie des Sciences, professeur au Muséum d'Histoire naturelle.
10. *Géologie* . . . . . M. Boule, professeur au Muséum d'Histoire naturelle, directeur de l'Institut de Paléontologie humaine.
11. *Océanographie physique* . . . . . J. Richard, directeur du Musée Océanographique de Monaco.

C. Sciences biologiques normatives :

12. *Biologie générale* . .	M. Caullery, professeur de zoologie à la Sorbonne.
13 *Physique biologique* .	A. Imbert, professeur à la Faculté de Médecine de l'Université de Montpellier.
14. *Chimie biologique* . .	G. Bertrand, professeur de chimie biologique à la Sorbonne, professeur à l'Institut Pasteur.
15. *Physiologie et Pathologie végétales* . . .	L. Mangin, de l'Institut, professeur au Muséum d'Histoire naturelle.
16. *Physiologie*	J.-P. Langlois, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris, directeur de la *Revue générale des Sciences.*
17. *Psychologie*	E. Toulouse, directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études, médecin en chef de l'asile de Villejuif.
18. *Sociologie*	G. Richard, professeur à la Faculté des Lettres de l'Université de Bordeaux.

---

19. *Microbiologie et Parasitologie*		A. Calmette, professeur à la Faculté de Médecine de l'Université, directeur de l'Institut Pasteur de Lille, et F. Bezançon, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de l'Université de Paris, médecin des Hôpitaux.
20. *Pathologie.*	A. *Patholog. médicale* .	M. Klippel, médecin des Hôpitaux de Paris.
	B. *Neurologie* . . .	E. Toulouse, directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études, médecin en chef de l'asile de Villejuif.
	C. *Path. chirurgicale* .	L. Picqué, chirurgien des Hôpitaux de Paris.

D. Sciences biologiques descriptives :

21. *Paléontologie* . . .		M. Boule, professeur au Muséum d'Histoire naturelle, directeur de l'Institut de Paléontologie humaine.
22. *Botanique.*	A. *Généralités et phanérogames* . .	H. Lecomte, professeur au Muséum d'Histoire naturelle.
	B. *Cryptogames.* . .	L. Mangin, de l'Institut, professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

23. *Zoologie* . . . . . G. Loisel, directeur de Laboratoire à l'Ecole des Hautes Études.

24. *Anatomie et Embryologie* . . . . . G. Loisel, directeur de Laboratoire à l'Ecole des Hautes Études.

25. *Anthropologie et Ethnographie*. . . . . G. Papillault, directeur-adjoint du Laboratoire d'Anthropologie à l'Ecole des Hautes-Etudes, professeur à l'Ecole d'Anthropologie.

26. *Economie politique* . . D Bellet, secrétaire perpétuel de la Société d'Economie politique, professeur à l'École des Sciences politiques.

II. Sciences appliquées

A. Sciences mathématiques :

27. *Mathématiques appliquées* . . . . . M. d'Ocagne, professeur à l'École Polytechnique et à l'École des Ponts et Chaussées.

28. *Mécanique appliquée et génie* . . . . . M. d'Ocagne, professeur à l'École Polytechnique et à l'École des Ponts et Chaussées.

B. Sciences inorganiques :

29. *Industries physiques* . H. Chaumat, sous-directeur de l'École supérieure d'Électricité de Paris.

30. *Photographie* . . . A. Seyewetz, sous-directeur de l'École de Chimie industrielle de Lyon.

31. *Industries chimiques* . J. Derôme, professeur agrégé de Physique au collège Chaptal, inspecteur des Établissements classés.

32. *Géologie et minéralogie appliquées* . . . . L. Cayeux, professeur au Collège de France et à l'Institut national agronomique.

33. *Construction*. . . . . A. Mesnager, professeur au Conservatoire des Arts et Métiers et à l'École des Ponts et Chaussées.

C. Sciences biologiques :

34. *Industries biologiques* . G. Bertrand, professeur de chimie biologique à la Sorbonne, professeur à l'Institut Pasteur.

35. *Botanique appliquée et agriculture*. . . . H. Lecomte, professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

36. *Zoologie appliquée*. . J. Pellegrin, assistant au Muséum d'Histoire naturelle.

37. *Thérapeutique générale et pharmacologie* . .	G. Pouchet, membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de Médecine de l'Université de Paris.
38. *Hygiène et médecine publiques*	A Calmette, professeur à la Faculté de Médecine de l'Université, directeur de l'Institut Pasteur de Lille.
39. *Psychologie appliquée.*	E. Toulouse, directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études, médecin en chef de l'asile de Villejuif.
40 *Sociologie appliquée* .	Th. Ruyssen, professeur à la Faculté des Lettres de l'Université de Bordeaux.

M. Albert Maire, bibliothécaire à la Sorbonne, est chargé de l'*Index* de l'Encyclopédie scientifique.

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

CATALOGUE DES OUVRAGES PARUS 25 JANVIER 1927

PRIX NETS

Catalogue annulant les précédents.

GASTON DOIN & Cie, ÉDITEURS, A PARIS

Registre du Commerce Seine n° 38954

Nous avons entrepris la publication, sous la direction générale de son fondateur, le Dr **Toulouse**, directeur à l'École des Hautes Études, d'une **Encyclopédie scientifique** dont on mesurera l'importance à ce fait qu'elle est divisée en 40 sections ou Bibliothèques et qu'elle comprendra environ 1 000 volumes. Elle se propose de rivaliser avec les plus grandes encyclopédies étrangères et même de les dépasser, tout à la fois par le caractère nettement scientifique et la clarté de ses exposés, par l'ordre logique de ses divisions et par son unité, enfin par ses vastes dimensions et sa forme pratique.

LES VOLUMES, ILLUSTRÉS POUR LA PLUPART, SONT PUBLIÉS DANS LE FORMAT IN-16.

DIRECTEUR : Dr **TOULOUSE**.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL : **H. PIÉRON**.

SECRÉTAIRE POUR LES SCIENCES TECHNIQUES : **L. POTIN**.

PATHOLOGIE MÉDICALE

Directeur : Docteur M. KLIPPEL, Médecin des Hôpitaux de Paris.

Les Maladies du Péritoine, par le Docteur A. PISSAVY, médecin des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 420 pages..... 18 fr.

Les grands Processus morbides : *Congestion. Inflammation. Suppuration. Gangrène*, par le Dr Camille HAHN, licencié ès sciences, médecin-assistant à l'hôpital Saint-Michel. 1 vol. de 480 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.

La Goutte et l'Obésité, par les docteurs A. FLORAND, médecin de l'hôpital Lariboisière, et M. FRANÇOIS, ancien interne des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 550 pages..... 18 fr.

Fièvre typhoïde et fièvres paratyphoïdes, par H. DUFOUR, médecin de l'hôpital Broussais, et J. THIERS, ancien interne des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 450 pages avec figures dans le texte..... 18 fr.

Grippe, Coqueluche, Erysipèle, Oreillons, par H. BARBIER, médecin des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 300 pages..... 18 fr.

Diphtérie. — Poliomyélite. — Encéphalite léthargique. — Méningite cérébro-spinale. — Zona, par le Dr BARBIER: médecin des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 350 pages..... 18 fr.

Septicémies (*Septicopyohémies, Bactériémies*), par E. VAUCHER et P. WORINGER, chargé de cours et chef de laboratoire à la Faculté de médecine de Strasbourg. 1 vol. de 516 pages avec figures..... 20 fr.

NEUROLOGIE ET PSYCHIATRIE

Directeur : Docteur TOULOUSE.

Thérapeutique des Maladies du Système nerveux, par le professeur GRASSET et le Dr L. RIMBAUD, 2e édit. 1 vol. de 600 p. 18 fr.

Séméiologie des Maladies du Système nerveux, par le Dr Henri DUFOUR, médecin de l'hôpital Broussais. 1 vol. de 540 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.

Maladies de la Moelle et du Bulbe (*non systématisées*). *Polyomyélites, sclérose en plaques, syringomyélie*, par le professeur C. ODDO. 1 vol. de 400 pages, avec 24 figures dans le texte.. 18 fr.

Le Tabes et les Maladies systématiques de la Moelle, par le docteur E. DE MASSARY, médecin des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 350 pages, avec 28 fig. dans le texte..... 18 fr.

GASTON DOIN et Cie, Éditeurs.

La Paralysie générale, par le professeur A. JOFFROY, et le docteur Roger MIGNOT, médecin en chef de la Maison Nationale de Charenton (*épuisé*).

L'Hystérie. *Définition et Conception. Pathogénie. Traitement*, par le Dr H. BERNHEIM, professeur honoraire à la Faculté de médecine de Nancy. 1 vol. de 450 pages..... 18 fr.

MICROBIOLOGIE ET PARASITOLOGIE

Directeurs : Professeur A. CALMETTE, Sous-Directeur de l'Institut Pasteur, et Docteur F. BEZANÇON, Professeur à la Faculté de Médecine de Paris.

Le Micro-organisme de la Syphilis. *Treponema pallidum* (*Schaudinn*), par le docteur LÉVY-BING, chef de Laboratoire de Saint-Lazare, lauréat de l'Académie de Médecine. 1 vol. de 350 pages, avec figures dans le texte et une planche en couleurs hors texte..... 18 fr.

L'Étude expérimentale de la Rage, par le docteur A. MARIE, chef de service à l'Institut Pasteur. 1 vol. de 400 pages, avec figures dans le texte et une planche en couleurs hors texte..... 18 fr.

Les Dysenteries. *Étude bactériologique*, par le Dr Ch. DOPTER, professeur agrégé au Val-de-Grâce. 1 vol. de 300 pages, avec figures dans le texte et 12 pl. hors texte..... 18 fr.

Les Insectes piqueurs et suceurs de sang, par le Dr Edmond SERGENT, chef de laboratoire à l'Institut Pasteur de Paris. 1 vol. de 310 pages, avec 229 fig. dans le texte..... 18 fr.

HYGIÈNE ET MÉDECINE PUBLIQUES

Directeur : Professeur A. CALMETTE.

L'Ouvrier (*Son atelier, son hygiène, son habitation*), par le docteur René MARTIAL. 1 vol. de 425 p., avec fig. dans le texte.. 18 fr.

Hygiène scolaire, par L. DUFESTEL, médecin inspecteur des Ecoles de Paris. 2e édition, 1 vol. de 460 pages, avec 72 figures dans le texte..... 18 fr.

Hygiène du premier âge, par P. LASSABLIÈRE, chef de Laboratoire à la Faculté de médecine de Paris. 1 vol. de 352 pages et 18 figures dans le texte..... 18 fr.

THÉRAPEUTIQUE

Directeur : Docteur G. POUCHET,
Professeur à la Faculté de Médecine de Paris.

Les Médicaments, *Action physiologique, formules, emplois*, par le Dr A. F. PLICQUE, ancien interne, lauréat des Hôpitaux de Paris. Préface du professeur G. POUCHET. 1 vol. de 400 pages... 18 fr.

PHYSIOLOGIE

Directeur : Docteur J. GAUTRELET,
Professeur agrégé des Facultés de Médecine,
Directeur de Laboratoire à l'École des Hautes Etudes.

La Fonction musculaire, par J. JOTEYKO, docteur en médecine, chef de Laboratoire à l'Université de Bruxelles. 1 vol. de 410 p., avec 35 figures dans le texte..... 18 fr.

La Cellule nerveuse, par G. MARINESCO, professeur à l'Université de Bucarest. Avec une préface de M. le professeur RAMON Y CAJAL (de Madrid). 2 vol. formant 1.148 pages, avec 252 figures dans le texte..... 36 fr.

Les Fonctions nerveuses : *les fonctions bulbo-médullaires*, par W. BECHTEREW, professeur à l'Université de Saint-Pétersbourg. 1 vol. de 400 pages, avec fig. dans le texte..... 18 fr.

Les Fonctions nerveuses : *les fonctions bulbo-médullaires. Fonctions viscérales, sécrétoires, trophiques et thermogéniques*, par W. BECHTEREW. 1 vol. de 600 pages, avec 43 figures dans le texte..... 18 fr.

La Fonction cérébelleuse, par le docteur ANDRÉ-THOMAS, ancien interne des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 350 pages, avec 89 fig. dans le texte..... 18 fr.

Les Fonctions digestives, par le docteur E. BARDIER, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Toulouse. 1 vol. de 450 pages, avec 29 figures dans le texte..... 18 fr.

La Fonction sexuelle, par le docteur H. BUSQUET, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Nancy. 1 vol. (*épuisé*).

La Croissance, par le docteur L. DUFESTEL, médecin inspecteur des Écoles de la Ville de Paris. 1 vol. de 310 pages avec 20 fig. dans le texte..... 18 fr.

ANATOMIE ET EMBRYOLOGIE

Directeur : R ANTHONY, Professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

Anatomie plastique, par Edouard CUYER, peintre, professeur d'anatomie. 1 vol. de 350 pages, avec 146 fig. dans le texte... 18 fr.

BIOLOGIE GÉNÉRALE

Directeur : M. CAULLERY, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.

La Tératogenèse. *Étude des variations de l'organisme,* par Etienne RABAUD, maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Paris. 1 vol. de 360 pages, avec 98 fig. dans le texte... 18 fr.

L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse, par A. BRACHET, professeur à l'Université de Bruxelles. 1 vol. de 350 pages avec 57 figures..... 18 fr.

Le Parasitisme et la symbiose, par M. CAULLERY, professeur à la Sorbonne. 1 vol. de 400 pages avec 53fig. dans le texte.... 18 fr.

L'hérédité, par E. GUYÉNOT, professeur à l'Université de Genève. 1 vol. de 470 pages avec 47 figures..... 25 fr.

L'Adaptation, par L. CUÉNOT, correspondant de l'Institut, professeur à la Faculté des Sciences de Nancy. 1 vol. de 420 pages avec 82 figures..... 25 fr.

Les pigments dans l'organisme animal. *Chimie. Morphologie. Physiologie. Etiologie*, par le Dr J. VERNE, docteur ès sciences, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris. 1 vol. de 612 pages, avec 32 figures dans le texte..... 28 fr.

Les sociétés d'insectes. *Leur origine, leur évolution*, par le professeur William Morton WHEELER. 1 vol. de 472 pages, avec 61 figures dans le texte..... 25 fr.

ANTHROPOLOGIE ET ETHNOGRAPHIE

Directeur : P. RIVET, Assistant d'anthropologie au Muséum d'Histoire naturelle.

Les Peuples aryens. *Leur origine en Europe*, par ZABOROWSKI, professeur à l'Ecole d'Anthropologie, ancien président de la Société d'Anthropologie de Paris. 1 vol. de 450 pages, avec figures dans le texte et une carte hors texte..... 18 fr.

Le Paganisme contemporain chez les peuples celto-latins, par Paul SÉBILLOT, ancien président de la Société d'Anthropologie de Paris, directeur de la Revue des traditions populaires. 1 vol. de 400 pages..... 18 fr.

Le Folk-Lore. *Littérature orale et Ethnographie traditionnelle*, par P. SÉBILLOT. 1 vol. de 493 pages..... 18 fr.

Les Blancs d'Afrique, par le Dr H. WEISGERBER (*épuisé*).

Anthropologie anatomique (crâne, face, tête sur le vivant), par le Dr G. PAUL-BONCOUR, vice-président de la Société d'Anthropologie, médecin en chef de l'Institut médico-psychologique, ancien interne des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 400 pages, avec 44 figures..... 18 fr.

PALÉONTOLOGIE

Directeur : M. BOULE, Professeur au Muséum d'Histoire Naturelle.

Paléontologie végétale. *Cryptogames cellulaires et cryptogames vasculaires*, par Fernand PELOURDE, docteur ès sciences, préparateur au Muséum d'Histoire Naturelle, préface de M. R. ZEILLER, membre de l'Institut. 1 vol. de 400 pages, avec 80 figures dans le texte..... 18 fr.

OCÉANOGRAPHIE PHYSIQUE

Directeur : Docteur J. RICHARD,
Directeur du Musée océanographique de Monaco.

Les Dépôts marins, par L.-W. COLLET, professeur à l'Université de Genève. 1 vol. de 325 pages, avec 35 figures dans le texte et une carte hors texte ..... 18 fr.

ZOOLOGIE

Directeur : R. ANTHONY, Professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

Les Insectes, *Anatomie et physiologie générales. — Introduction à l'étude de l'entomologie biologique*, par C. HOULBERT, professeur à l'École de Médecine de Rennes. 2e *édition*. 1 vol. de 400 p., avec 207 figures..... 18 fr.

La Distribution géographique des animaux, par le Dr L. TROUESSART, professeur au Muséum national d'histoire naturelle de Paris. 1 vol. de 350 pages avec figures dans le texte..... 18 fr.

Les Batraciens et principalement ceux d'Europe, par G.-A. BOULENGER, Dr Sc., Dr Phil., membre de la Société royale de Londres, vice-président de la Société de zoologie de Londres. 1 vol. de 320 pages, avec 55 figures dans le texte..... 18 fr.

Mollusques de la France et des régions voisines. — TOME I : *Amphineures, Gastéropodes Opisthobranches, Hétéropodes, Marséniadés* et *Oncidiidés*, par A. VAYSSIÈRE, professeur à la Faculté des sciences de Marseille. 1 vol. de 430 pages, avec 42 planches hors texte..... 18 fr.

TOME II : *Gastéropodes pulmonés* et *Prosobranches terrestres et fluviatiles*, par L. GERMAIN, docteur ès sciences, préparateur au Muséum d'Histoire naturelle. 1 vol. de 380 pages, avec 25 planches hors texte..... 18 fr.

Les Coléoptères d'Europe (*France et régions voisines*), par C. HOULBERT, professeur à l'Ecole de médecine et de pharmacie de Rennes.

TOME PREMIER : 1 vol. de 350 pages, avec 104 figures dans le texte..... 20 fr.

TOME DEUXIÈME : 1 vol. de 310 pages, avec 99 figures dans le texte et 30 planches..... 20 fr.

TOME TROISIÈME : 1 vol. de 300 p., avec 30 planches..... 20 fr.

Les Thysanoures, Dermoptères et Orthoptères de la Faune européenne. TOME I, par C. HOULBERT. 1 vol. de 382 pages avec 87 figures dans le texte et 9 planches..... 20 fr.

TOME II (*en cours d'impression*).

Les Échinodermes des mers d'Europe. TOME I, par R. KOEHLER, professeur de Zoologie à la Faculté de Médecine de Lyon. 1 vol. de 370 pages avec 9 planches hors texte..... 20 fr.

TOME II (*en cours d'impression*).

Les Oiseaux, par M. BOUBIER, président de la Société zoologique de Genève. 1 vol. de 306 pages, avec 78 figures dans le texte et 10 planches..... 28 fr.

ZOOLOGIE APPLIQUÉE

Directeur : J. PELLEGRIN, Assistant au Muséum d'Histoire Naturelle.

Les Vers à soie (Sériciculture moderne), par Antonin ROLET, professeur à l'École d'Agriculture d'Antibes. 1 vol. de 450 pages, avec 102 figures dans le texte..... 18 fr.

La Pisciculture industrielle, par C. RAVERET-WATTEL, ex-maître de Conférences de Pisciculture à l'Ecole Nationale des Ponts et Chaussées. 1 vol. de 400 p., avec 74 fig. dans le texte... 18 fr.

Les Equidés domestiques, *le Cheval, l'Ane et le Mulet*, par A. GALLIER, médecin vétérinaire, inspecteur sanitaire de la ville de Caen. 1 vol. de 380 pages, avec 68 fig. dans le texte... 18 fr.

BOTANIQUE CRYPTOGAMIQUE

Directeur : L. MANGIN, de l'Institut,
Directeur au Muséum d'Histoire naturelle.

Les Urédinées (*Rouilles des Plantes*), par Paul HARIOT, assistant de cryptogamie au Muséum d'Histoire Naturelle. 1 vol. de 400 pages, avec 47 figures dans le texte..... 18 fr.

Les Champignons. *Essai de classification*, par le Dr Paul VUILLEMIN, professeur à la Faculté de Médecine de Nancy. 1 vol. de 425 pages..... 18 fr.

Les Levures, par A. GUILLIERMOND, docteur ès sciences. Préface du Dr E. ROUX, directeur de l'Institut Pasteur. 1 vol. in-18 jésus, cartonné toile, de 565 p., avec 63 fig. dans le texte..... 18 fr.

BOTANIQUE APPLIQUÉE

Directeurs : H. LECOMTE, de l'Institut, Professeur au Muséum d'histoire naturelle, et L. MANGIN, de l'Institut, Directeur du Muséum d'histoire naturelle.

Les Bois industriels, par J. BEAUVERIE, chargé d'un cours de botanique appliquée à la Faculté des sciences de Lyon. 1 vol. de 420 p., avec 53 figures dans le texte..... 18 fr.

Les Plantes à tubercules alimentaires des climats tempérés et des pays chauds, par Henri JUMELLE, professeur à la Faculté des sciences de Marseille. 1 vol. de 380 pages, avec 35 figures dans le texte..... 18 fr.

Les Plantes à gommes et à résines, par H. JACOB DE CORDEMOY, docteur ès sciences, docteur en médecine, chargé de cours à l'École de Médecine de l'Université d'Aix-Marseille. 1 vol. de 420 pages, avec 15 figures dans le texte..... 18 fr.

Utilisation des algues marines, par C. SAUVAGEAU, professeur à la Faculté des sciences de Bordeaux. 1 vol. de 400 pages, avec 26 figures..... 18 fr.

Les Palmiers, par C.-L. GATIN, docteur ès sciences, ingénieur agronome, préparateur de botanique à la Sorbonne. 1 vol. de 350 pages, avec 46 figures..... 18 fr.

PHYSIOLOGIE ET PATHOLOGIE VÉGÉTALES

Directeur : Professeur L. MANGIN,
Directeur du Muséum d'Histoire Naturelle, Membre de l'Institut.

Biologie florale, par F. PÉCHOUTRE, docteur ès sciences, professeur au Lycée Louis-le-Grand. 1 vol. de 380 pages, avec 82 figures dans le texte..... 18 fr.

Nutrition chez la plante, I. *Echanges d'eau et de substances minérales*, 2e édition, par M. MOLLIARD, doyen de la Faculté des sciences de l'Université de Paris, membre de l'Institut. 1 vol. de 400 pages, avec 46 figures dans le texte..... 25 fr.

Nutrition de la plante, II. *Formation des substances ternaires*, par M. MOLLIARD. 1 vol. de 450 p. avec 88 fig dans le texte... 20 fr.

Nutrition chez la plante, III. *Utilisation des substances ternaires*, par M. MOLLIARD. 1 vol. de 324 pages avec 54 figures dans le texte..... 20 fr.

Nutrition de la plante, IV. *Cycle de l'azote*, par M. MOLLIARD. 1 vol. de 330 pages avec 56 figures..... 20 fr.

GÉOLOGIE ET MINÉRALOGIE APPLIQUÉES

Directeur : L. CAYEUX, Professeur de Géologie au Collège de France.

Les gisements de pétrole, par J. CHAUTARD. 1 vol. de 350 pages avec 47 figures dans le texte..... 18 fr.

PHILOSOPHIE DES SCIENCES

Directeur : A. REY, Professeur à la Sorbonne.

Les disciplines d'une science, *la Chimie*, par G. URBAIN, membre de l'Institut, professeur de la Faculté des Sciences de Paris. 1 vol. de 340 pages avec figures..... 18 fr.

La Physique depuis vingt ans, par P. LANGEVIN, professeur au Collège de France. 1 vol. de 350 pages avec figures..... 25 fr.

Les nouvelles conceptions de la matière et de l'atome, par A. BERTHOUD, professeur à l'Université de Neuchatel. 1 vol. de 330 pages avec 21 figures dans le texte..... 18 fr.

Le tombeau d'Aristoxène. *Essai sur la musique*, par G. URBAIN, professeur à la Faculté des Sciences de Paris. 1 vol. de 240 pages avec figures..... 18 fr.

PSYCHOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Directeur : Docteur TOULOUSE.

Technique de Psychologie expérimentale, par TOULOUSE, VASCHIDE et PIÉRON. Deuxième édition, entièrement nouvelle, par le docteur Ed. TOULOUSE et H. PIÉRON. (*Epuisé.*)

L'Hypnotisme et la Suggestion, par le professeur GRASSET, 4e édition. 1 vol. de 480 pages avec figures dans le texte..... 18 fr.

La Volonté, par FR. PAULHAN, 2e édition. 1 vol. de 332 p. 18 fr.

La Morale. *Fondements psycho-sociologiques d'une conduite rationnelle*, par G.-L. DUPRAT, docteur es lettres, lauréat de l'Institut, correspondant du Ministère de l'Instruction publique, associé de l'Institut international de sociologie, directeur du Laboratoire de psychologie expérimentale d'Aix-en-Provence. 2e *édition.* 1 vol. de 400 pages..... 18 fr.

La psychologie sociale. *Sa nature et ses principales lois*, par G.-L. DUPRAT, docteur ès lettres, lauréat de l'Institut. 1 vol. de 370 pages..... 18 fr.

L'Inconscient, par A. HESNARD, professeur à l'École de Médecine navale de Bordeaux. 1 vol. de 300 pages avec figures dans le texte..... 18 fr.

L'odorat, par H. ZWAARDEMAKER, professeur de physiologie à l'Université d'Utrech. 1 vol. de 312 pages avec figures. 18 fr.

PSYCHOLOGIE APPLIQUÉE

Directeur : Docteur TOULOUSE.

L'Éducation des Sentiments, par le docteur V. BRIDOU. 1 vol. de 410 pages..... 18 fr.

La Pédagogie expérimentale, par Gaston RICHARD, professeur à la Faculté des Lettres de Bordeaux. 1 vol. de 350 pages. 18 fr.

La Pratique commerciale, par J.-H. HAENDEL. (*Épuisé.*)

L'éducation de la volonté et des facultés logiques, par G.-L. DUPRAT, docteur ès lettres, lauréat de l'Institut, associé de l'Institut international de sociologie. 1 vol. in-18 grand jésus, de 324 pages..... 18 fr.

SOCIOLOGIE

Directeur : G. RICHARD, Professeur à la Faculté des Lettres de Bordeaux.

La Sociologie générale, par Gaston RICHARD, professeur de sociologie à l'Université de Bordeaux. 1 vol. de 400 pages... 18 fr.

Évolution des mœurs, par Gaston RICHARD, professeur à la Faculté des lettres de Bordeaux. 1 vol. de 400 pages..... 25 fr.

Les Types sociaux et le Droit, par Joseph MAZZARELLA, docteur en droit. 1 vol. de 450 pages, avec nombreux tableaux... 18 fr.

La Solidarité sociale, par G.-L. DUPRAT, professeur au Lycée de Rochefort (ouvrage récompensé par l'Académie des sciences morales et politiques. Prix Saintour, 1906). Préface du professeur G. RICHARD. 1 vol. de 360 pages..... 18 fr.

Géographie sociale : La Mer. *Populations maritimes. Migrations. Pêches. Commerce. Domination de la mer,* par C. VALLAUX, docteur ès lettres, professeur de géographie à l'École navale. 1 vol. de 400 pages..... 18 fr.

Géographie sociale : Le Sol et l'Etat, par C. VALLAUX. 1 vol. de 420 pages avec 31 figures dans le texte..... 18 fr.

La Société et l'Ordre juridique, par Alessandro LEVI, professeur de philosophie du droit à l'Université de Ferrare. 1 vol. de 410 pages..... 18 fr.

L'art et la vie sociale, par Charles LALO, docteur ès sciences, profr de philosophie au lycée Hoche. 1 vol. de 390 p..... 18 fr.

SOCIOLOGIE APPLIQUÉE

Directeur : TH. RUYSSEN, Professeur à la Faculté des Lettres de Bordeaux.

Les Régies municipales. *Exploitation collective des services publics*, par E. BOUVIER, professeur de science et de législation financières à la Faculté de droit de l'Université de Lyon. 1 vol. de 450 pages..... 18 fr.

La Protection des faibles (*Assistance et Bienfaisance*), par G. RONDEL, inspecteur général au Ministère de l'Intérieur, membre du Conseil supérieur de l'Assistance publique. 1 vol. de 300 pages..... 18 fr.

Géographie économique. Exploitation rationnelle du globe, par Paul CLERGET..... (*Epuisé*).

ÉCONOMIE POLITIQUE

Directeur : GEORGES RENARD, Professeur au Collège de France.

La Monnaie, le Change et l'Arbitrage, le Crédit, par M. et A. MÉLIOT. (*Epuisé.*)

Guerre et Paix internationales, par Eugène D'EICHTHAL, membre de l'Institut. 1 vol. de 350 pages avec graphiques..... 18 fr.

La Colonisation et les Colonies, par Pierre AUBRY, docteur ès sciences juridiques, politiques et économiques. 1 vol. de 278 p., avec nombreux tableaux..... 18 fr.

Le Commerce et les Commerçants, par YVES GUYOT, ancien ministre, vice-président de la Société d'Economie politique. (*Epuisé.*)

L'Industrie et les Industriels, par YVES GUYOT, 1 vol. de 400 p., avec tableaux dans le texte..... 18 fr.

Le Blé et les Céréales, par Daniel ZOLLA, professeur à Grignon et à l'École libre des sciences politiques. 1 vol. de 300 pages, avec cartes et graphiques dans le texte..... 18 fr.

Les Fibres textiles d'origine animale (*Laine et soie*), par D. ZOLLA. 1 vol. de 350 pages, avec cartes et graphiques.. 18 fr.

Syndicats, Trade-unions et Corporations, par Georges RENARD, professeur au Collège de France. 1 vol. de 420 pages... 18 fr.

Salariat et Salaires, par E. LEVASSEUR, membre de l'Institut, administrateur du Collège de France. 1 vol. de 500 pages 18 fr.

La Machine et la Main-d'œuvre humaine, par D. BELLET, secrétaire perpétuel de la Société d'économie politique, professeur à l'Ecole des Sciences politiques et à l'Ecole des Hautes Etudes commerciales. 1 vol. de 300 pages..... 18 fr.

La Vie chère, par G. RENARD, professeur au Collège de France. 1 vol. de 250 pages..... 18 fr.

L'Économie politique et les Économistes, avec une introduction sur l'Économique et la Guerre, par G. SCHELLE, vice-président de la Société d'Economie politique. 1 vol. de 400 pages 18 fr.

Le Luxe, le Bien-être et la Consommation, par André PINARD. Ouvrage couronné par l'Académie française (Prix Fabien 1919). 1 vol. de 480 pages..... 18 fr.

Les Monopoles, par E. PAYEN. 1 vol. de 450 pages..... 18 fr.

Les Systèmes socialistes, par H. BOURGIN. 1 volume de 400 pages..... 18 fr.

L'Enseignement commercial en France et à l'Etranger, par M. FACY. 1 vol. de 330 pages..... 18 fr.

CHIMIE

Directeur : A. PICTET,
Professeur à la Faculté des sciences de l'Université de Genève.

Zinc, Cadmium, Cuivre, Mercure, par A. BOUCHONNET, préparateur à la Faculté des sciences de l'Université de Paris. 1 vol. de 410 p., avec figures dans le texte..... 18 fr.

Etain, Plomb et Bismuth, par A. BOUCHONNET. 1 vol. de 380 pages..... 18 fr.

Hydrocarbures, Alcools et Éthers de la série grasse, par P. CARRÉ, docteur ès sciences, professeur à l'Ecole des Hautes Etudes commerciales, préparateur à l'Institut de chimie appliquée. 1 vol. de 420 pages..... 18 fr.

Phosphore — Arsenic — Antimoine, par A. BOUTARIC, agrégé de l'Université, docteur ès sciences, maître de conférences de physique à la Faculté des sciences de Dijon, et A. RAYNAUD, ingénieur-chimiste, chargé des fonctions de chef des travaux de chimie à la Faculté des sciences de Montpellier. 1 vol. in-16 de 420 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.

La Chimie des matières colorantes organiques, par P. CASTAN, docteur ès-sciences de l'Université de Genève. 1 vol. de 460 pages, avec nombreuses formules..... 36 fr.

Les sucres et leurs dérivés, par Marc CRAMER, docteur ès sciences. 1 vol. de 360 pages, avec nombreuses formules. 28 fr.

CHIMIE BIOLOGIQUE

Directeur : G. BERTRAND, Professeur de Chimie biologique à la Sorbonne.

Le Parfum chez la Plante, par Eug. CHARABOT, docteur ès sciences physiques, inspecteur et membre du Conseil supérieur de l'Enseignement technique, et C.-L. GATIN, docteur ès sciences naturelles, ingénieur agronome, préparateur à la Faculté des Sciences de Paris. 1 vol. de 400 p., avec 21 fig. dans le texte... 18 fr.

INDUSTRIES BIOLOGIQUES

Directeur : Professeur G. BERTRAND.

Industrie des Parfums naturels, Les Principes odorants des Végétaux (*Méthodes de dosage, d'extraction, d'identification*), par Eug. CHARABOT. 1 vol. de 400 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.

La Fabrication du sucre, par D. SIDERSKY, ingénieur-chimiste. 1 vol. de 360 pages, avec 37 figures dans le texte..... 18 fr.

INDUSTRIES CHIMIQUES

Directeur : J. DERÔME, Inspecteur général de l'Instruction publique.

Les Produits pharmaceutiques industriels, par P. CARRÉ, docteur ès sciences, préparateur à l'Institut de Chimie appliquée. 2 vol. formant 820 pages..... 36 fr.

Industrie des Métaux secondaires et des Terres rares, par Pierre NICOLARDOT, capitaine d'artillerie, chef du Laboratoire de Chimie de la Section technique. 1 vol. de 420 pages, avec 37 fig. dans le texte..... 18 fr.

Pierres et Matériaux artificiels de construction, par Albert GRANGER, professeur à l'École d'application de la Manufacture nationale de Sèvres, chargé de conférences à l'École de physique et de chimie industrielles de la Ville de Paris. 1 vol. de 350 p., avec 55 figures dans le texte..... 18 fr.

L'Eau dans l'industrie. *Application. Épuration*, par Georges BOURREY, inspecteur de l'Enseignement technique, ingénieur chimiste des chemins de fer de l'État, professeur à l'École spéciale des travaux publics. Avec une préface de M. MAX DE NANSOUTY. 1 vol. de 468 pages, avec 57 figures dans le texte..... 18 fr.

Industries des Acides minéraux (*Acides sulfurique, chlorhydrique et azotique*), par E. BAUD, maître de conférences à la Faculté des Sciences de Marseille. 1 vol. de 360 pages, avec 82 fig. dans le texte..... 18 fr.

Industries du Plomb et du Mercure. I. *Métallurgie;* II. *Composés*, par A. BOUCHONNET, préparateur à la Faculté des Sciences de Paris. 2 vol. formant 660 pages, avec 57 figures dans le texte..... 36 fr.

Industries du Chrome, du Manganèse, du Nickel et du Cobalt, par L. OUVRARD, directeur du Laboratoire de chimie générale de la Sorbonne. 1 vol. de 310 pages, avec 22 fig. dans le texte..... 18 fr.

Alcool et Distillerie. *Production et consommation de l'alcool. Utilisation des sous-produits. Analyse. Législation*, par A. MONVOISIN, chef des travaux de physique et chimie à l'École nationale vétérinaire d'Alfort (préface de M. L. LINDET, professeur à l'Institut national agronomique). 1 vol. de 450 pages, avec 112 figures dans le texte..... 18 fr.

Caoutchouc et Gutta-percha, par E. TASSILLY, docteur ès sciences, professeur agrégé à l'Ecole supérieure de pharmacie, chargé de conférences à l'École de physique et chimie industrielles. 1 vol. de 400 pages, avec 56 figures dans le texte..... 18 fr.

Industries des Métaux précieux : L'Argent et les Métaux de la Mine de Platine, par M. MOLINIÉ, ingénieur-chimiste, chef du Laboratoire des Essais du Comptoir Lyon-Alemand, et H. DIETZ, ingénieur-chimiste, directeur de l'Usine d'affinage du Comptoir Lyon-Alemand. 1 vol. de 400 pages, avec 93 figures dans le texte..... 18 fr.

Industries des Matières colorantes organiques, par André WAHL, docteur ès sciences, professeur au Conservatoire national des Arts et Métiers. 2e *Édition :* TOME PREMIER. les *Produits intermédiaires*, 1 vol. de 350 pages avec 24 figures dans le texte..... 18 fr.

Industries des cyanures, par P. Brun, licencié ès sciences physiques, pharmacien de 1re classe, ingénieur chimiste, préparateur à la Faculté des sciences de Montpellier. 1 vol. in-16 de 480 pages, avec 44 figures..... 25 fr.

Industries des Os, des Déchets animaux, des Phosphates et du Phosphore, par L. Vézien, ingénieur-chimiste. 1 vol. de 425 pages, avec 50 fig. dans le texte..... 18 fr.

PHOTOGRAPHIE

Directeur : A. Seyewetz,
Sous-Directeur de l'École de Chimie industrielle de Lyon.

La Photographie, par G. Chicandard, licencié ès sciences physiques. 1 vol. de 350 pages..... 18 fr.

Les Positifs en photographie, par E. Trutat, docteur ès sciences, directeur du Musée d'Histoire naturelle de Toulouse. 1 vol. de 300 pages, avec fig. dans le texte..... 18 fr.

Le Négatif en photographie, par A. Seyewetz. 2e *édition*. 1 vol. de 320 pages avec 44 figures dans le texte..... 18 fr.

Les Reproductions photomécaniques monochromes. *Photogravure, similigravure, phototypie, héliogravure*, etc., par L.-P. Clerc, ingénieur, préparateur à la Faculté des sciences de l'Université de Paris. 2e *Édition*. 1 vol. de 400 pages avec 61 figures..... 18 fr.

Les Reproductions photomécaniques polychromes. *Sélections trichromes, Orthocromatisme, Procédés d'interprétation*, par L.-P. Clerc. 1 vol. de 350 p., avec 73 fig. dans le texte... 18 fr.

La Photographie à la lumière artificielle, par Albert Londe, directeur honoraire des services de photographie et de radiographie à la Salpêtrière. 1 vol. de 400 pages, avec 80 figures dans le texte..... 18 fr.

La Photographie des couleurs, par J. Thovert, professeur à la Faculté des sciences de Lyon. 1 vol. de 300 pages avec 93 figures dans le texte et 4 planches en couleurs hors texte. .... 22 fr.

La Photographie des radiations invisibles. *Rayons cathodiques, rayons anodiques, rayons de Rœntgen, du tube de Crookes et de l'ampoule de Coolidge, rayons du radium et des substances radio-actives, rayons spectraux infra-rouges et ultra-violets*, par M.-A. Chanoz, docteur en médecine, docteur ès sciences physiques, chef des travaux de physique médicale à l'Université de Lyon. 1 vol. de 424 pages avec 111 figures..... 18 fr.

La Chimie photographique, par H. BARBIER et J. PARIS, chef mistes des Etablissements Lumière. 1 vol. de 350 pages. 18 fr.

Applications de la Photographie aérienne. *Lecture des photographies aériennes, stéréoscopie de précision, appareils et méthodes pour la phototopographie aérienne*, par L.-P. CLERC, ancien commandant d'une section de photographie aérienne aux armées. 1 vol. de 350 pages, avec 136 figures dans le texte et 10 planches hors texte..... 18 fr.

Macrophotographie et microphotographie, par F. MONPILLARD. 1 vol. de 682 pages avec 86 figures..... 32 fr.

ASTRONOMIE ET PHYSIQUE CÉLESTE

Directeur : **Professeur J. MASCART, Directeur de l'Observatoire de Lyon.**

Les Observations méridiennes, *Théorie et pratique*, par F. BOQUET, docteur ès sciences mathématiques, astronome à l'Observatoire de Paris. 2 vol. formant 650 pages, avec 162 figures dans le texte et 2 planches hors texte..... 36 fr.

Spectroscopie astronomique, par P. SALET, astronome à l'Observatoire de Paris. 1 vol. de 432 pages, avec 44 figures dans le texte et une planche hors texte..... 18 fr.

Les Théories modernes du Soleil, par J. BOSLER, astronome à l'Observatoire de Meudon. 1 vol. de 380 pages, avec 49 figures dans le texte..... 18 fr.

Calcul des Orbites et des Éphémérides, par Luc PICART, directeur de l'Observatoire de Bordeaux, professeur à la Faculté des Sciences. 1 vol. de 300 p., avec 23 figures dans le texte... 18 fr.

L'Astronomie. *Observations, théorie et vulgarisation générale*, par M. MOYE, professeur à l'Université de Montpellier. 1 vol. de 400 pages, avec 43 figures dans le texte et 4 planches hors texte..... 18 fr.

Les Étoiles simples, par F. HENROTEAU, docteur ès sciences de l'Université de Bruxelles, astronome à l'Observatoire de la Puissance du Canada à Ottawa. 1 vol. in-16 de 250 pages, avec fig. dans le texte ..... 18 fr.

Histoire de l'Astronomie, par E. DOUBLET, astronome à l'Observatoire de Bordeaux. 1 vol. de 596 pages avec fig.... 22 fr.

Évolution et Constitution de l'Univers, par A. VÉRONNET, astronome à l'Observatoire de Strasbourg, chargé de conférences à l'Université. 1 vol. in-16 de 476 pages, avec 29 figures dans le texte..... 28 fr.

PHYSIQUE

Directeur : A. LEDUC, Professeur de Physique à la Sorbonne.

Oscillations et vibrations, par A. BOUTARIC, agrégé de l'Université, chargé d'un cours supplémentaire de physique à l'Université de Montpellier. 1 volume de 429 pages, avec 139 figures dans le texte..... 18 fr.

Optique géométrique, par J. BLEIN, professeur au Lycée Saint-Louis. 1 vol. de 276 pages, avec 107 figures dans le texte 18 fr.

PHYSIQUE BIOLOGIQUE

Directeur : L. PECH, Professeur à la Faculté de Médecine de Montpellier.

Rayons X et Radiations diverses, *Actions sur l'organisme,* par le Dr H. GUILLEMINOT, vice-président de la Société de Radiologie médicale de Paris. 1 vol. de 320 p., avec figures dans le texte 18 fr.

INDUSTRIES PHYSIQUES

Directeur : H. CHAUMAT,
Sous-Directeur de l'École supérieure d'Électricité de Paris.

Instruments optiques d'observation et de mesure, par J. RAIBAUD, capitaine d'artillerie. 1 vol. de 380 pages, avec 144 figures dans le texte..... 18 fr.

Le Ferro-magnétisme. *Applications industrielles,* par R. JOUAUST, chef de travaux au Laboratoire central d'électricité. 1 vol. de 420 pages, avec 55 fig. dans le texte..... 18 fr.

MATHÉMATIQUES APPLIQUÉES

Directeur : M. D'OCAGNE, Professeur à l'École Polytechnique et à l'Ecole des Ponts et Chaussées, Membre de l'Institut.

Calcul graphique et Nomographie, par M. d'OCAGNE, professeur à l'Ecole des Ponts et Chaussées et à l'Ecole Polytechnique, membre de l'Institut. 3e *édition*. 1 vol. de 410 pages avec 146 figures..... 30 fr.

Calcul numérique. *Opérations arithmétiques et algébriques, Intégrations*, par R. DE MONTESSUS et R. D'ADHÉMAR, docteurs ès sciences mathématiques. 1 vol. de 250 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.

Calcul mécanique. *Appareils arithmétiques et algébriques, Intégrateurs*, par L. JACOB, ingénieur général de l'Artillerie navale. 1 vol. de 428 pages, avec 184 figures dans le texte..... 18 fr.

Géodésie élémentaire, par le général R. BOURGEOIS, professeur à l'Ecole polytechnique. 2e *édition*, revue, corrigée et augmentée avec la collaboration du Lieutenant-Colonel NOIREL, du service géographique de l'armée, répétiteur à l'Ecole polytechnique. 1 vol. de 470 pages, avec 138 figures..... 22 fr.

Navigation. — *Instruments, Observations, Calculs*, par E. PERRET, lieutenant de vaisseau, professeur à l'Ecole Navale. 1 vol. de 360 pages, avec 57 figures dans le texte et 4 tableaux hors texte..... 18 fr.

Théorie et pratique des Opérations financières, par A. BARRIOL, membre de l'Institut des actuaires français, directeur de l'Institut des Finances et Assurances. 3e *édition* (Prix Montyon). 1 vol. de 408 pages avec nombreux tableaux et graphiques..... 25 fr.

Théorie mathématique des Assurances, par P.-J. RICHARD et PETIT, anciens élèves de l'Ecole Polytechnique, actuaires. 2e édition revue, corrigée et augmentée, par P.-J. RICHARD. Ouvrage couronné par l'Institut (Prix Montyon, 1922). 2 vol. formant 775 pages avec figures et tableaux dans le texte..... 36 fr.

Statistique mathématique, par Hermann LAURENT, membre de l'Institut des actuaires français, répétiteur à l'École Polytechnique. 1 vol. de 300 pages, avec figures et tableaux dans le texte..... 18 fr.

Géométrie descriptive, par Raoul BRICARD, ingénieur des Manufactures de l'État, professeur au Conservatoire national des Arts et Métiers, répétiteur à l'École Polytechnique. 1 vol. de 275 pages, avec 107 figures dans le texte..... 18 fr.

Métrophotographie, par le capitaine du génie Th. SACONNEY, chef du Laboratoire d'aérologie et de téléphotographie militaires de Chalais-Meudon. 1 vol. de 300 pages, avec 130 figures dans le texte..... 18 fr.

Géométrie perspective, par M. EMANAUD, chef des travaux graphiques à l'École polytechnique. 1 vol. de 440 pages avec 168 figures..... 18 fr.

MÉCANIQUE APPLIQUÉE ET GÉNIE

Directeur : M. D'OCAGNE,
Professeur à l'École polytechnique et à l'École des Ponts et Chaussées,
Membre de l'Institut.

Balistique extérieure rationnelle (*Problème balistique principal*), par le général P. CHARBONNIER. (*Epuisé*).

Balistique extérieure rationnelle (*Problèmes secondaires*), par le général P. CHARBONNIER. (*Epuisé.*)

Balistique intérieure, par le général P. CHARBONNIER. (*Epuisé.*)

Mécanique des Explosifs, par E. JOUGUET, ingénieur en chef au Corps des Mines, répétiteur à l'École Polytechnique. 1 vol. de 525 pages avec 120 figures..... 18 fr.

Mécanique des Affûts, 2e *édition*, par le colonel J. CHALLÉAT et le commandant THOMAS. TOME I. 1 vol. de 370 pages avec 97 figures dans le texte..... 22 fr.
TOME II. 1 vol. de 360 pages avec 62 figures..... 22 fr.

Résistance et construction des Bouches à feu. Autofrettage, par L. JACOB, ingénieur général de l'Artillerie navale, conseiller technique aux Etablissements Schneider. 2e *édition*. 2 vol. formant 600 p., avec 131 figures dans le texte et 10 grands graphiques hors texte..... 36 fr.

Artillerie de campagne, par J. PALOQUE, lieutenant-colonel, professeur à l'Ecole supérieure de guerre. (*Epuisé*).

L'Artillerie dans la bataille, par le colonel J. PALOQUE, commandant le 18e régiment d'artillerie. 1 vol. de 460 pages, avec 14 fig. dans le texte et une carte hors texte..... 18 fr.

Artillerie navale, par L. JACOB, ingénieur général de l'Artillerie navale. 2 vol. formant 950 pages, avec 462 figures dans le texte..... 36 fr.

Probabilité du Tir. *Théorie et application au tir de l'infanterie et de l'artillerie,* par le capitaine S. BURILEANO, docteur ès sciences mathématiques de l'Université de Paris, professeur à l'Ecole d'application de l'artillerie et du génie de Bucarest. 1 vol. de 260 p., avec 60 figures dans le texte ..... 18 fr.

Fortification cuirassée, par le général L. PIARRON DE MONDÉSIR. 1 vol. de 400 pages, avec 108 figures dans le texte et 2 planches hors texte..... 18 fr.

Ponts en maçonnerie. *Calculs et constructions,* par A. AURIC, ingénieur en chef des Ponts et Chaussées. 1 vol. de 400 pages, avec 110 figures dans le texte..... 18 fr.

Ponts métalliques. *Méthodes de calcul,* par G. PIGEAUD, ingénieur des Ponts et Chaussées. 1 vol. de 420 pages, avec 75 figures dans le texte et une planche hors texte..... 18 fr.

Ponts suspendus, par G. LEINEKUGEL LE COQ, ancien ingénieur hydrographe de la Marine, ingénieur en chef des Etablissements F. Arnodin. 2 vol. formant 720 pages, avec 160 figures dans le texte..... 36 fr.

Ponts improvisés. Ponts militaires et Ponts coloniaux, par G. ESPITALLIER, lieutenant-colonel du génie territorial, et F. DURAND, capitaine du génie. 1 vol. de 300 pages, avec 99 figures dans le texte..... 18 fr.

Dynamique appliquée, par L. LECORNU, membre de l'Institut, ingénieur en chef des Mines, professeur à l'École Polytechnique. 2e *édition,* 2 vol. formant 780 pages avec 149 figures dans le texte..... 36 fr.

Hydraulique générale, par A. BOULANGER, professeur adjoint de mécanique à la Faculté des Sciences de Lille. 2 vol. formant 700 pages, avec 27 fig. dans le texte..... 36 fr.

Technique de l'Aéroplane, par le capitaine J. RAIBAUD, sous-directeur de l'Établissement d'Aviation militaire de Vincennes. 1 vol. de 300 pages, avec 61 figures dans le texte..... 18 fr.

La Technique du Ballon, par G. ESPITALLIER, lieutenant-colonel du génie territorial. 2e édition. 1 vol. de 500 p., avec 111 fig. dans le texte..... 18 fr.

Chronométrie, par J. ANDRADE, professeur à la Faculté des Sciences de Besançon. 1 vol. de 400 pages, avec 193 figures dans le texte..... 18 fr.

Locomotives à vapeur, par J. NADAL, ingénieur en chef adjoint du matériel et de la traction des chemins de fer de l'État. 2e *édition,* 1 vol. de 370 pages avec 78 figures et 9 similigravures hors texte..... 18 fr.

Freinage du Matériel de Chemins de fer, par P. Gosserez et A. Jonet, ingénieurs des Arts et Manufactures. 1 vol. de 450 pages, avec 220 figures dans le texte..... 18 fr.

Exploitation des Mines. *La taille et les voies contiguës à la taille*, par L. Crussard, ingénieur au corps des Mines, professeur à l'École nationale des Mines de Saint-Étienne. (*Epuisé.*)

Mines (*Grisou, Poussières*), par L. Crussard. 1 vol. de 420 pages, avec 101 figures dans le texte..... 18 fr.

Théorie des Moteurs thermiques, par E. Jouguet. (*Épuisé.*)

Les Moteurs à combustion interne, par A. Witz, professeur à la Faculté libre des Sciences de Lille, correspondant de l'Institut. 1 vol. de 360 pages, avec 87 figures dans le texte... 18 fr.

Turbines à vapeur, par le colonel F. Cordier, ingénieur-électricien I. E. G. 2e édition.
Tome Ier. 1 vol. de 350 pages, avec 58 figures..... 18 fr.
Tome II. 1 vol. de 330 pages avec 124 figures..... 18 fr.

Les Machines à vapeur, par le colonel F. Cordier. 1 vol. de 400 pages, avec 123 figures dans le texte..... 18 fr.

Phares et Signaux maritimes, par C. Ribière, ingénieur en chef du service des phares et balises, docteur ès sciences. 1 vol. de 400 pages, avec 161 figures dans le texte..... 18 fr.

Les Machines marines, par P. Drosne, ingénieur de la Marine. 1 vol. de 400 pages, avec 140 figures dans le texte..... 18 fr.

La Navigation sous-marine, par Charles Radiguer, ingénieur du Génie maritime. 1 vol. de 360 pages, avec 102 figures dans le texte..... 18 fr.

Travaux maritimes, par A. Guiffart, ingénieur en chef des Ponts et Chaussées. 1 volume de 360 pages, avec 75 figures dans le texte..... 18 fr.

Constructions navales. La Coque, par J. Rougé, ingénieur principal de la Marine. 1 vol. de 320 pages, avec 129 figures dans le texte..... 18 fr.

Constructions navales. Accessoires de coque, par M. Edmond. 1 vol. de 310 pages, avec 116 figures dans le texte..... 18 fr.

Théorie du navire, par Bourdelle, ingénieur principal de la Marine des cadres de réserve, ancien professeur à l'Ecole d'application du Génie maritime. 2 vol. formant 760 pages, avec 249 fig. dans le texte..... 36 fr.

Cinématique appliquée. Théorie des mécanismes, par L. Jacob, ingénieur général de l'artillerie navale. 1 vol. de 400 pages, avec 171 figures dans le texte..... 18 fr.

Organes des Machines opératrices et des transmissions, par L. Jacob, ingénieur général de l'artillerie navale. 1 vol. de 360 pages, avec 63 planches, contenant 372 figures..... 18 fr.

Lois mathématiques de la résistance des fluides. — Théorie de l'hélice, par H. Willotte. inspecteur général honoraire des Ponts et Chaussées. 1 vol. in-16 de 300 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.

La résistance de l'air et l'expérience. — Les conséquences, par L. Jacob, ingénieur général de l'artillerie navale. 2 volumes formant 600 pages, avec 83 figures dans le texte..... 36 fr.

Les commandes sont fournies dès réception de leur valeur, augmentée des frais de port.

Compte Chèques postaux Paris 201.74

Téléphone : Fleurus 08.00

B — 3833. — L.-Imp. réun., 7, rue St-Benoît, Paris.

SAINT-AMAND (CHER). — IMPRIMERIE BUSSIÈRE